ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

6

ИЮНЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Т. А. Бравая* и *О. В. Олендская*

Сдано в набор 11.03.84. Подписано к печати 4.06.84. М-30743. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.0.
Усл. кр.-отт. 14.53. Уч.-изд. л. 17.16. Тираж 2260. Тип. зак. 1311.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.44+581.412 : 582.842.2

Т. И. Серебрякова, Т. В. Богомолова

МОДЕЛИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ В РОДЕ *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

T. I. SEREBRYAKOVA, T. V. BOGOMOLOVA. PATTERNS OF SHOOT FORMATION AND LIFE FORMS IN THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

В роде *Viola* преобладает моноподиальная розеточная модель побегообразования с тремя основными вариантами: 1) двухосным с розеточными побегами и пазушными цветками (вариант V. hirta), 2) трехосным со специализированными розеточными и удлиненными цветоносными побегами (вариант V. riviniana) и 3) смешанным (вариант V. mirabilis). У ползучих двухосных фиалок (вариант V. epipsila) представлена моноподиальная длиннопобеговая модель, связанная переходами с розеточной. Симподиальная длиннопобеговая модель, характерная для небольшой группы видов (вариант V. canina), рассматривается как производная от моноподиальной. Показаны разнообразие жизненных форм, возникающих на базе этих моделей побегообразования, и некоторые предполагаемые направления морфологической эволюции в роде.

Моделями побегообразования мы называем наследственно закрепленные и сравнительно немногочисленные типы формирования побеговых систем, которые характерны для того или иного вида растений. Они определяются в первую очередь особенностями функционирования верхушечных и интеркалярных меристем и способами ветвления (Серебрякова, 1977, 1979, 1981; Серебрякова, Петухова, 1978). Термин «модель побегообразования» мы предпочли термину «архитектурная модель», введенному и широко употребляемому в том же смысле применительно к деревьям, особенно тропическим (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé e. a., 1978). Следует подчеркнуть, что «модель побегообразования», или «архитектурная модель», — это не просто готовая структура побеговой системы в тот или иной момент, а весь процесс ее формирования в онтогенезе, запрограммированный генетически, что лучше всего мог бы отразить кинофильм. Изображая на схеме одномоментное состояние побеговой системы растения, мы показываем только один из этапов развертывания модели побегообразования — «архитектуру» данной особи (Hallé e. a., 1978).

В наших работах (Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, 1979, 1981) на ряде примеров было показано, что понятие «архитектурная модель» («модель побегообразования») тесно связано с понятием «жизненная форма», но отнюдь не идентично ему. Модель побегообразования характеризует лишь форму роста, независимо от размеров и общей продолжительности жизни растения, от положения побегов и почек по отношению к субстрату, от способов перезимовки, способов и темпов окоренения, от длительности жизни и способов отмирания побегов в системе, от способности к партикуляции и вегетативному размножению. Но именно эти перечисленные признаки отражают адаптивные черты в габитусе растения и составляют основу характеристики жизненных форм. Модель побегообразования — лишь один из признаков жизненной формы, а сходные жизненные формы — нередко результат конвергентного развития растений, имеющих разные модели побегообразования, что было продемонстрировано на примере наземно-ползучих трав (Серебрякова, 1981). Подобный же вывод был сделан и применительно к тропическим деревьям (Fisher, Hibbs, 1982), у которых на базе одной модели формируются кроны, совершенно различные габитуально и функционально.

Для многолетних трав мы (Серебрякова, 1977, 1981) выделили 4 основные модели побегообразования: I — симподиальная полурозеточная, II — симподиальная длиннопобеговая, III — моноподиальная розеточная, IV — моноподиальная длиннопобеговая. Последняя модель у трав возможна только в случае плагиотропного роста побегов или их полегания, так как все удлиненные надземные вертикальные оси побегов у трав сезонного климата на зиму неизбежно отмирают (Гатцук, 1976). Анализ моделей побегообразования в роде *Gentiana* (Серебрякова, 1979) показал, что основные модели дают ряд вариантов, иногда весьма оригинальных и трудно распознаваемых, внешне имитирующих другую основную модель. Именно такие варианты и могут свидетельствовать о тех или иных модусах морфологической эволюции. Нередко в ходе онтогенеза растения модель побегообразования изменяется, что также может служить одним из аргументов в пользу тех или иных эволюционных гипотез (Serebryakova, 1975; Серебрякова, 1977). Таким образом, изучение моделей побегообразования — важный инструмент эволюционной морфологии.

В настоящей статье приводятся некоторые результаты изучения моделей побегообразования и жизненных форм в роде *Viola*. Это обширный род, насчитывающий около 450 видов (Melchior, 1964; Тахтаджян, 1966), из которых во флоре СССР отмечено более 100 (Юзепчук, 1949). *Viola* — единственный внетропический род тропического сем. *Violaceae*, представленный почти исключительно травами и, по мнению большинства авторов, ведущий начало от древесных предков (Melchior, 1925; Clausen, 1929; Scharfetter, 1953; Голубев, 1976, и др.). В тропической зоне фиалки обитают в горах.

О древности рода *Viola* свидетельствуют его широчайший ареал и большое число изолированных олиготипных групп (в Южной Америке, на Гавайских островах, в Капской области и т. д.). Центром происхождения фиалок считают Южную и Центральную Америку, центры видового разнообразия — это главным образом Северная Америка и Восточная Азия, а также Средиземноморье.

Особенностям формирования системы побегов у фиалок, в том числе и в онтогенезе, посвящены некоторые специальные работы (например, Серебряков, Серебрякова, 1965; Смирнова, Кагарлицкая, 1972; Meusel, Kästner, 1974; Голубев, 1976; Ракова, 1980); имеются отдельные данные в общеморфологических и сводных трудах (Серебряков, 1952; Scharfetter, 1953; Troll, 1964, и др.). С давних пор различают «двухосные» и «трехосные» фиалки — в зависимости от того, какой порядок ветвления заканчивается цветком. У двухосных растений цветки располагаются непосредственно в пазухах листьев скелетного побега (рис. 1, *1*; см. рис. 3, *1а*, *1б*), у трехосных цветки представляют третий порядок ветвления, поскольку сидят в пазухах листьев специализированных боковых цветоносных побегов (рис. 1, *2*; см. рис. 3, *2*). Этот признак широко используется во «Флорах» и «Определителях» (например, Hegi, 1925, 1975, и мн. др.). На таксономическую значимость признака побегообразования указывал T. Holm (1932); J. Clausen (1929) в своем филогенетическом анализе североамериканских фиалок также обсуждает этот признак наряду с другими, в том числе — числами хромосом. И все же подробное сравнительно-морфологическое обсуждение форм роста фиалок отсутствует.

Просмотр обширного гербарного материала (Ботанический институт АН СССР, Московский государственный университет) в совокупности с детальным изучением в природе некоторых модельных видов и литературными данными позволяют нам сделать достаточно обоснованные выводы о преобладающих типах систем побегов в роде *Viola*. При всем разнообразии видов и жизненных форм подавляющее большинство травянистых многолетников подродов *Viola*, *Dischidium* (Ging.) Peterm. и *Chamaemelanium* (Ging.) Juz.[1] относятся к III модели побегообразования. Некоторые ползучие виды условно можно причислить к IV модели. Модель II характерна лишь для небольшой группы видов подрода *Viola* (*Arosulatae* Borb.), а модель I в ее типичной форме среди известных нам видов фиалок не обнаружена совсем.

---

[1] Подроды приведены по «Флоре СССР» (Юзепчук, 1949) с коррективами С. К. Черепанова (1973, 1981). Подрод *Melanium* Kupffer мы пока не анализировали. Во «Flora Europaea» (1968) эти таксоны приняты в ранге секций.

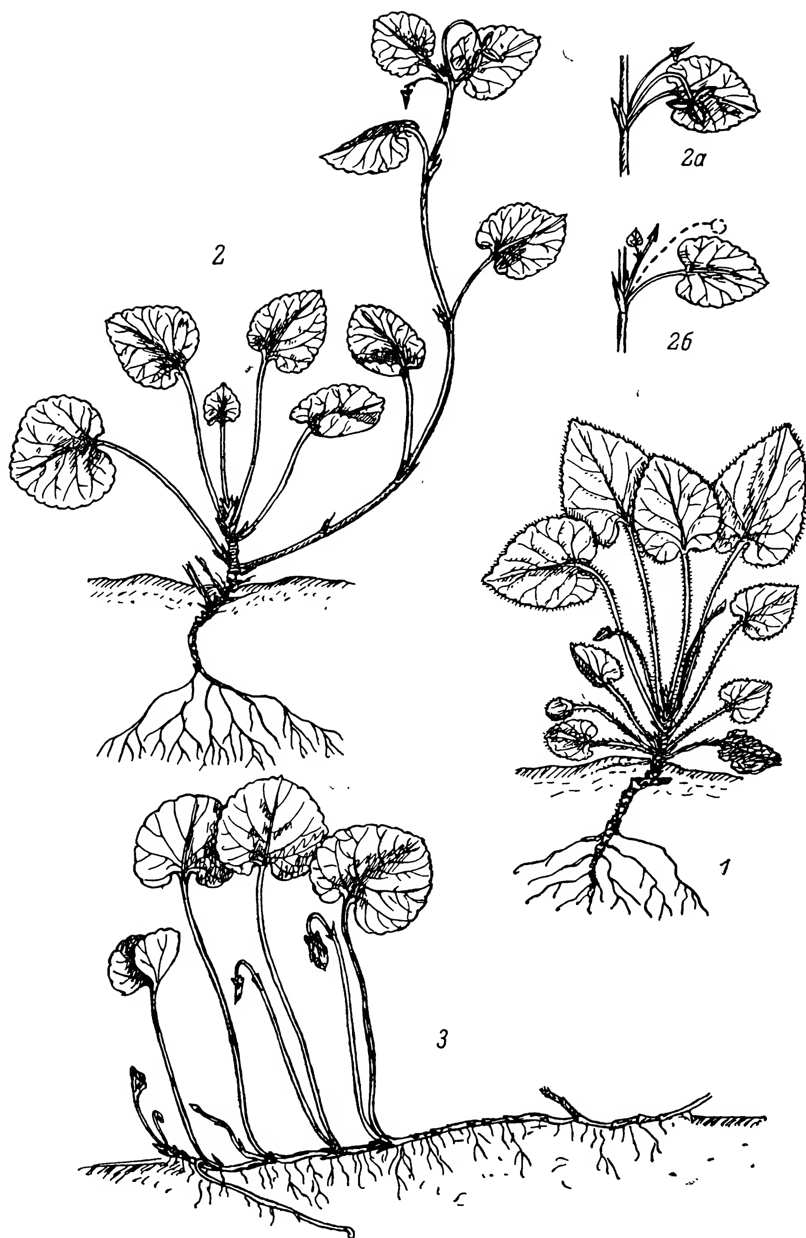


Рис. 1. Общий вид взрослых растений.

1 — *Viola hirta*; *2* — *V. riviniana*; *2а* и *2б* — узлы ее побега с сериальными пазушными цветками и сериальным побегом; *3* — *V. epipsila*.

Вопрос о соцветиях фиалок с современных позиций разработан недостаточно. Систематики описывают у них обычно «одиночные» пазушные цветки с двумя прицветничками на цветоножке, однако если понимать под соцветием всю цветоносную часть системы побегов (Troll, 1964), то фиалки, конечно, имеют соцветия, которые укладываются в категорию полителических. Это фрондозные кисти, иногда очень редуцированные, нередко двойные. В некоторых исключительных случаях в пазухах листьев образуются не одиночные цветки, а дихазии (Melchior, 1932; Baird, 1942; Troll, 1964), что может свидетельствовать о производности кистевидных соцветий в данном таксоне. У розеточных видов соцветие — часть скелетной оси и неоднократно повторяется вдоль нее, т. е. соответствует «интеркалярному соцветию» (Имс, 1964).

Среди обычных во флоре СССР фиалок мы выбрали несколько модельных видов, иллюстрирующих II, III и IV модели побегообразования. Их изучение

привело к необходимости 1) выделить несколько вариантов в пределах III модели; 2) сопоставить эти модели и их варианты с жизненными формами, образующимися на их основе.

В качестве представителей III модели рассмотрены *Viola hirta* L., *V. riviniana* Reichenb., *V. mirabilis* L. Представителями IV модели служат *V. epipsila* L. и отчасти *V. uniflora* L. Модель II изучена на примере *V. canina* L. и близких к ней видов. Приводимые ниже описания представляют собой в основном характеристику архитектуры и сезонного ритма развития взрослых генеративных растений без детального анализа онтогенетических изменений, т. е. собственно «модели», но всегда с учетом имеющихся онтогенетических данных.

Viola hirta (рис. 1, *1*) — типичный пример двухосного моноподиально-розеточного растения. Ассимилирующие листья располагаются на укороченных скелетных осях, которые всегда остаются вегетативными и не менее 10 лет нарастают верхушкой (розеточные побеги полициклические). Цветки на длинных цветоножках с двумя прицветничками сидят в пазухах розеточных листьев, т. е. фрондозное соцветие «встроено» в скелетную ось. Вегетативное ветвление скелетной системы побегов необильно и наблюдается, как правило, лишь у вполне взрослых и старых особей. Боковые вегетативные побеги образуются из спящих почек и имеют такое же строение, как и главный, т. е. все побеги *V. hirta* однотипны, они повторяют основную модель. Для обозначения такого нерегулярного повторения за счет спящих почек предложен термин «реитерация» (Hallé e. a., 1978).

Наблюдения за сезонным развитием взрослых особей *V. hirta* показывают, что это летне-зимнезеленое растение с двумя-тремя генерациями листьев в год. Каждая генерация содержит 4—5 листьев с цветками в пазухах большинства из них. Хазмогамные цветки (в числе 2—3) развиваются в пазухах перезимовавших листьев осенней генерации, которые в «Определителях» часто называют «весенними». Эти листья отличаются от последующих весенних и летних небольшими размерами (около 1.5—2 см). К началу июня они желтеют и засыхают. Листья весенней генерации развертываются одновременно с хазмогамными цветками (апрель—начало мая), но выше их по оси. Летом они достигают максимальных размеров — до 10—15 см и более в длину. В течение лета могут развернуться листья летней генерации (третьей). В пазухах весенних и летних листьев с середины июня и до конца вегетационного сезона появляются клейстогамные цветки, из которых образуются полноценные коробочки, как и из хазмогамных.

Как отмечал И. Г. Серебряков (1952), зачатки клейстогамных цветков в отличие от хазмогамных закладываются весной, не перезимовывают и, следовательно, не подвергаются действию низких температур, что может быть одной из причин недоразвития их околоцветников.

Помимо высокоспециализированной мирмекохории (Beattie, Lyons, 1975), у *V. hirta* наблюдается и геокарпия. Цветоножки клейстогамных цветков могут расти в лесной подстилке, изгибаясь с самого начала вниз. В середине лета все генеративные органы *V. hirta* (зрелые и незрелые коробочки и разновозрастные клейстогамные цветки) сосредоточены в подстилке вокруг розетки и без раскопки вообще не видны.

Листья весенней и летней генераций постепенно желтеют и отмирают к концу сентября—началу октября. Растение уходит под снег с зелеными мелкими листьями осенней генерации и открытой верхушечной почкой без чешуй. По положению зимующих почек *V. hirta* — гемикриптофит. Ее укороченные эпигеогенные корневища, нарастая, регулярно засыпаются опадом.

Описанный вариант III модели побегообразования (моноподиально-розеточный с пазушными цветками, двухосный) — один из самых распространенных в подроде *Viola* (см. рис. 3, *1а*). Он характерен и для ближайших родственников *V. hirta*, составляющих евразиатскую секцию *Viola* (*Scapigerae* W. Beck.),[2] с числами хромосом 2n=20, 40 (*V. collina* Bess., *V. ambigua* Waldst. et Kit.,

---

[2] Ранг секции дается в соответствии с «Флорой СССР»; в других обработках эти группы фигурируют либо как подсекции, либо вообще без ранга.

V. odorata L., *V. suavis* Bieb., *V. alba* Bess.) и для *V. uliginosa* Bess. (2n=20), стоящей особняком в секции *Trigonocarpea* Godr.,[2] а также для всей большой группы, названной во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1949) секцией *Violidium* C. Koch (в других обработках — *Adnatae* W. Beck.) с числами хромосом 2n=24, 48 (*V. selkirkii* Pursch, *V. phalacrocarpa* Maxim., *V. macroceras* Bunge, *V. gmeliniana* Roem. et Schult., *V. mandschurica* W. Beck, *V. rossii* Hemsl., *V. dissecta* Ledeb., *V. dactyloides* Roem. et Schult. и др.). К этой же модели (Baird, 1942) относится не менее 20 североамериканских видов (подсекция *Borealiamericanae* W. Beck. секции *Plagiostigma* s. l. в обработках Clausen) с числами хромосом 2n=52, 54 (Clausen, 1929, 1964; «Хромосомные числа. . .», 1969). Кроме того, двухосные моноподиально-розеточные («бесстебельные») виды встречаются, по-видимому, и в крайне вариабельном по всем признакам пацифическом подроде *Chamaemelanium* (числа хромосом 2n=12, 24), во всяком случае такова *V. rotundifolia* Michx. — один из наиболее примитивных видов в роде *Viola* (Clausen, 1929).

Таким образом, модель повторяется в нескольких секциях и даже подродах, не связанных близким родством. Жизненные формы, возникающие на базе этой модели, разнообразны: у различных видов варьируют корневые системы (стержневая или придаточная), длина междоузлий (кроме чисто розеточных, образуются корневищно-розеточные побеги), длительность моноподиального нарастания каждого отдельного побега (хотя все они полициклические), число генераций листьев, ритм развития (летне-зимнезеленые и летнезеленые), степень погружения побегов и почек в субстрат (почти хамефиты, гемикриптофиты и геофиты) и другие признаки. Так, на примере *V. odorata* (см. рис. 3, *1б*) можно видеть жизненную форму, гораздо более вегетативноподвижную, чем у *V. hirta*. У нее образуются надземные ползучие побеги с длинными междоузлиями и пазушными клейстогамными цветками, в дальнейшем засыпаемые опадом, укореняющиеся и формирующие на конце новую типичную розетку. Иногда же розеточный побег изменяет форму роста и переходит в ползучий. Все листья ползучих побегов *V. odorata*, за исключением двух предлистьев, зеленые ассимилирующие, почки открытые. У *V. alba* подобные же ползучие побеги формируются гипогеогенно и несут чешуи (Голубев, 1976). У дальневосточной *V. rossii*, описанной М. В. Раковой (1980), побеги длиннокорневищно-розеточные, причем бо́льшая часть листьев каждого годичного побега превращена в чешуи и только один «розеточный» лист остается зеленым ассимилирующим. Растение летнезеленое, с закрытыми зимующими почками. Геофитный образ жизни выражается не только в подземном росте побегов и положении почек, но и в ярко выраженной геокарпии.

У видов, относящихся к описанному двухосному варианту III модели побегообразования, варьирует также и основной способ диссеминации. Секция *Viola* характеризуется высокой степенью специализации по линии мирмекохории и обладает «синдромом» соответствующих адаптивных признаков (Beattie, Lyons, 1975). В этой секции полностью утрачена характерная для большинства других групп фиалок способность к рассеиванию семян баллистическим способом. Представители других секций, — как правило, диплохоры (сочетают оба способа диссеминации).

Viola epipsila (рис. 1, *3*) — наземно-ползучее, или «подстилочное» (Высоцкий, 1906) растение с плагиотропными побегами, нарастающими моноподиально и несущими пазушные цветки на длинных цветоножках. Весной цветки хазмогамные, в течение лета, вплоть до осени, — клейстогамные. Архитектура побеговой системы взрослого растения соответствует IV модели, но регулярное образование укороченных, почти розеточных участков (розетки с горизонтальной осью) сближает этот вариант с длиннокорневищно-розеточными двухосными жизненными формами III модели (такими, как *V. odorata*).

По нашим наблюдениям, пока еще неполным, каждый побег взрослой особи *V. epipsila* начинается с тонкого столоновидного корневищного участка, несущего 2 чешуевидных предлиста и сразу же обрастающего многочисленными тонкими придаточными корнями. Столоны-корневища появляются в пазухах зеленых листьев летом и осенью, чередуясь с клейстогамными цветками. Вероятно, верхушки молодых корневищ зимуют в субстрате, а весной либо

трогаются в рост и формируют сначала более длинные, а затем — короткие междоузлия с зелеными листьями и пазушными цветками, либо отмирают и перевершиниваются. Число листьев, образуемых на побеге за вегетационный период, может быть от 3 до 8, однако во время хазмогамного цветения (в мае) их бывает в среднем 2 (1—3), что и отмечается обычно в «Определителях». Моноподиальное нарастание каждого побега продолжается от 2—3 до 8—10 лет, т. е. побеги ди- и полициклические. В многолетней системе корневищ наблюдается многократное перевершинивание. Длительно функционирующие моноподиальные побеги, как правило, становятся почти розеточными (все междоузлия укорочены). Однако благодаря плагиотропности роста стратегия жизни этого варианта IV модели направлена на быстрый захват площади и расползание «всем телом» (Серебрякова, 1981). Этому способствует регулярное и обильное появление новых корневищ не из спящих почек, а из самых молодых, образующихся в пазухах только что развернувшихся листьев.

Подобная же модель побегообразования наблюдается у *V. palustris* L. (она отличается более короткими междоузлиями и еще большей близостью к розеточным формам) и у *V. repens* Turcz., замещающей *V. epipsila* в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, а также в Северной Америке. Эти виды вместе с американскими *V. blanda* Willd., *V. primulifolia* L. и другими (*Stolonosae* Kupffer, с числами хромосом 2n=24, 48) входят в секцию *Plagiostigma* Godr. s. l. — одну из самых широко распространенных на Земле. К этой секции в широком понимании специалисты относят и группы *Adnatae* и *Borealiamericanae* (Clausen, 1929), упомянутые выше как чисто розеточные (во «Флоре СССР» они отнесены к секции *Violidium*, а секция *Plagiostigma* понимается узко). Можно предполагать, что морфологическая близость варианта IV модели побегообразования, представленного у ползучих фиалок, (см. рис. 3, *5*), к двухосному варианту III модели отчасти обусловлена прямым родством соответствующих групп видов.

Viola riviniana (рис. 1, *2*) — типичное трехосное моноподиально-розеточное растение. Она имеет побеги двух типов: розеточный вегетативный (скелетный), длительно нарастающий верхушкой (полициклический) и несущий листья срединной формации, и удлиненные боковые цветоносные — моноциклические, ежегодно отмирающие до основания и не имеющие своей зоны возобновления (подобно видам родов *Geum*, *Alchemilla* и др.; Серебрякова, Петухова, 1978). Цветоносные побеги обычно несут один чешуевидный лист над удлиненным гипоподием; остальные листья — хорошо развитые зеленые, с пазушными цветками, первые из которых хазмогамные, последующие — клейстогамные. Верхушки цветоносных побегов тоже открытые, вегетативные; они могут нарастать в течение всего вегетационного периода. Эта основная модель побегообразования может повторяться у взрослых и старых растений за счет спящих почек. Как и у *V. hirta*, вегетативное ветвление необильно и представляет собой типичную реитерацию, а не регулярное возобновление.

V. riviniana — летне-зимнезеленое растение. Она зимует с молодыми зелеными листьями на верхушке скелетных розеточных побегов, хотя пластинки этих листьев развернуты не полностью. Верхушечная почка открытая, защищенная только прилистниками («неполное почкообразование», по терминологии Meusel, Kästner, 1974). Кроме полуразвернутой розетки, зимуют и тронувшиеся в рост осенью цветоносные побеги в пазухах отмерших и отмирающих листьев истекшего вегетационного сезона. Они имеют в среднем по 3 еще свернутых листа; у одного-двух из них в пазухах заложены будущие хазмогамные цветки.

Весной перезимовавшие листья розеточных побегов и молодые цветоносные побеги возобновляют рост. Хазмогамные цветки зацветают в апреле — начале мая, коробочки из них созревают в июне и вскрываются, активно разбрасывая семена с небольшими элайосомами (диплохория).

Цветоносные побеги продолжают расти до середины, а иногда и до конца лета, так что общее число узлов на них достигает 5—7, а нередко — 8—11. В пазухах большинства этих летних листьев образуются плодущие клейстогамные цветки. Цветоносные побеги иногда ветвятся, тогда получается не простая, а двойная фрондозная кисть с неограниченным ростом. Ветвление может быть сериальным (рис. 1, *2а*, *2б*).

Число розеточных листьев на скелетных побегах в течение лета увеличивается, однако четко выраженная вторая генерация листьев видна не всегда. Цветоносные побеги в пазухах листьев розетки текущего сезона отмечаются у молодых генеративных, впервые цветущих особей (первое цветение особи, как правило, клейстогамное), а также у мощных средневозрастных особей и в очень влажные годы. Чаще цветоносные побеги запаздывают в развитии по сравнению со своими кроющими листьями и трогаются в рост лишь поздно осенью (октябрь—ноябрь), поэтому в типичном случае архитектура генеративного растения соответствует схеме на рис. 3, *2*: цветоносные побеги расположены на скелетной оси ниже розетки листьев текущего года.

По положению зимующих почек *V. riviniana* ближе к травянистым хамефитам, чем к гемикриптофитам: погружение осей скелетных побегов у нее выражено слабее, а кроме того, верхушки зимующих цветоносных побегов несколько приподняты над уровнем почвы.

Описанный вариант III модели побегообразования (моноподиально-розеточный трехосный) обнаружен в подроде *Viola* и у ближайших родственников *V. riviniana* (*V. rupestris* F. Schmidt, *V. mauritii* Teplouchov и других — циркумполярная подсекция *Rosulantes* Borb. секции *Trigonocarpea* с числами хромосом 2n=20, 40), а также в своеобразной группе дальневосточных эндемиков, выделенной во «Флоре СССР» в особую секцию *Arction* Juz. (*V. kamtschadalorum* W. Beck. et Hult., *V. ursina* Kom.; высокополиплоидные виды с числами хромосом 2n=96, 60). Широко представлен этот вариант в подроде *Chamaemelanium*, куда относятся главным образом североамериканские виды (*V. canadensis* L., *V. ocellata* Torrey et Gray и многие другие), а во флоре СССР — *V. orientalis* (Maxim.) W. Beck., *V. acutifolia* (Kar. et Kir.) W. Beck., *V. uniflora* L. (числа хромосом 2n=12, 24). Такая же модель характерна и для подрода *Dischidium* (широко распространенный циркумполярный арктоальпийский вид *V. biflora* L. и его ближайшие родственники; 2n=12). Очень сильно варьируют у разных видов этого варианта длительность нарастания пазушных цветоносных побегов и в связи с этим — общее число цветков и плодов на побеге, продолжительность цветения и способность к образованию клейстогамных цветков. Наиболее ограниченным ростом и высокой специализацией цветоносных побегов отличаются наши представители подрода *Chamaemelanium* флоры СССР, особенно *V. uniflora*. На ее цветоносных побегах обычно не более 3—4 листьев и только один пазушный цветок (хазмогамный), за что вид и получил свое название.

Жизненные формы данного варианта III модели побегообразования, как и предыдущего, весьма разнообразны. Большинство из них гемикриптофиты, но отмечаются и настоящие геофиты, в числе которых *V. biflora* и *V. uniflora*. У *V. biflora* верхушка скелетного побега погружена в субстрат не менее чем на 3—5 см, часто более, поэтому при выкапывании обнажаются очень хрупкие этиолированные нижние части черешков розеточных листьев и цветоносных побегов. Молодые листья пробиваются сквозь почву и моховой покров непосредственно своими свернутыми в трубочку пластинками. Часть розеточных листьев превращена в чешуи, которые утолщены и долго остаются на корневище в качестве запасающих органов, точно так же как у *Oxalis acetosella* («чешуйчатое корневище» — Серебряков, 1952). У *V. uniflora* бо́льшая часть листьев каждого годичного прироста превращена в чешуи (остаются 1—2 настоящих зеленых «розеточных» листа, а иногда — вообще ни одного: в качестве ассимилирующих «работают» только листья цветоносных побегов). У этого же вида хорошо выражена способность к образованию длинных гипогеогенных корневищ, располагающихся на значительной глубине (до 10 см). Длиннокорневищная жизненная форма обнаружена у *V. uniflora* в Западной Сибири (Салаирский кряж, Новосибирская обл.), а короткокорневищная — в Хакасии, Восточном Саяне. У разных видов варьируют ритм развития, степень вегетативной подвижности и т. д.

По характеру диссеминации все виды этого варианта относятся к диплохорам и обладают наиболее типичным «синдромом» соответствующих адаптивных признаков (Beattie, Lyons, 1975).

Viola mirabilis (рис. 2, *2*) — моноподиальное розеточное растение с гетероморфными боковыми цветоносами. Ее скелетные вегетативные поли-



Рис. 2. Общий вид взрослых растений.

1 — Viola canina, 1а — узел ее побега с сериальными цветками, *2 — V. mirabilis.*

циклические побеги несут не только зеленые розеточные листья, но и чередующиеся с ними чешуевидные. Растение зимует с закрытыми почками на верхушках скелетных побегов. Ход развития системы побегов неоднократно описывался (Серебряков, 1952; Смирнова, Кагарлицкая, 1972; Meusel, Kästner, 1974; Lukasiewicz, 1976).

Весной у *V. mirabilis* развертывается розетка из 3—4 чешуй и 2—4 ассимилирующих листьев. В конце апреля—начале мая в пазухах верхних листьев этой розетки развиваются хазмогамные цветки. Растение в этот период двухосное.

В литературе часто указывается, что хазмогамные цветки *V. mirabilis* якобы остаются бесплодными, однако это не так. Мы многократно наблюдали полноценные коробочки на месте хазмогамных цветков в пазухах розеточных листьев (от 1 до 4).

К середине мая в пазухах верхних чешуй и нижних зеленых листьев развиваются моноциклические облиственные цветоносные побеги, несущие один

чешуевидный низовой лист над вытянутым гипоподием и 3 зеленых ассимилирующих листа. Верхнее междоузлие сильно укорочено. В пазухах этих листьев с середины мая образуются клейстогамные цветки, а затем коробочки, разбрасывающие семена. Верхушки побегов остаются открытыми, однако рост их резко ограничен; редко во второй половине лета развертывается маленький 4-й лист. В этот период растение трехосно.

V. mirabilis — летнезеленое растение, гемикриптофит. Розеточные листья и цветоносные побеги осенью отмирают, закрытая почка зимует на уровне почвы. В отличие от описанных выше *V. hirta* и *V. riviniana* у *V. mirabilis* наблюдается более раннее и более регулярное ветвление корневищ, которое связано с относительно более кратковременным функционированием верхушек скелетных побегов (главный — 8—10 лет, последующие — 5—6, иногда — и 2—3 года). Это приводит к более частому перевершиниванию в системе побегов, т. е. смене моноподиального нарастания симподиальным, что отмечал и ряд авторов (Смирнова, Кагарлицкая, 1972; Meusel, Kästner, 1974). На корневище всегда имеется много жизнеспособных спящих почек, обеспечивающих реитерацию основной модели. Кроме того, у *V. mirabilis* описан процесс образования глубоко омоложенных корневых отпрысков (Смирнова, Кагарлицкая, 1972).

Перечисленные особенности жизненной формы *V. mirabilis* отмечены и у видов, относящихся к другим моделям и вариантам, в том числе и превращение листьев в чешуи, и образование закрытых почек (у *V. biflora*, *V. uniflora*, *V. rossii* и др.). Главный же архитектурный признак *V. mirabilis* — гетероморфность боковых побегов и чередование двухосной структуры с трехосной (см. рис. 3, *3*), и это делает данный вариант моноподиально-розеточной модели промежуточным между строго двухосным и строго трехосным вариантами.

Такое переходное строение имеет место в подроде *Viola* только у ближайшего к *V. mirabilis* дальневосточного вида *V. brachysepala* Maxim. (2n=20) и в очень своеобразной дальневосточной же группе, выделенной во «Флоре СССР» в секцию *Bilobatae* W. Beck. (*V. amurica* W. Beck., *V. verecunda* A. Gray, 2n=24). В секции *Arction* оно отмечено у *V. langsdorfii* Fisch. (североамериканский вид, встречающийся и на Дальнем Востоке, полиплоид с 2n=96). Этот же вариант, по-видимому, встречается у некоторых североамериканских представителей подрода *Chamaemelanium* (*V. orbiculata* Geyer, 2n=24; Baird, 1942).

Viola canina (рис. 2, *1*) — во взрослом состоянии представляет II модель побегообразования. Побеги все однотипные, удлиненные, безрозеточные; верхушки побегов остаются открытыми, цветки пазушные. *V. canina* — летнезеленое растение, гемикриптофит; все побеги моноциклические и на зиму отмирают до зоны возобновления, состоящей в среднем из трех метамеров, заметно удлиненных. Эта зона у побегов 1-го года жизни плагиотропна (побеги приподнимающиеся), а в дальнейшем в виде «резида», или «подиума», она входит в состав короткого разветвленного симподиального корневища. Таким образом, побеги у *V. canina* неравнодолговечные (инэквиперманентные — термин E. Schmid, 1963) в отличие от всех предыдущих моделей, где либо вся ось побега (розеточного или ползучего удлиненного) целиком входит в состав многолетнего корневища и может отмирать постепенно лишь с проксимального конца, либо побег (цветоносный) отмирает полностью, не оставляя никакого резида.

Новые побеги начинают развиваться весной из перезимовавших закрытых или полураскрытых почек, тронувшихся в рост еще осенью. Уже в это время в пазухах чешуевидных и 1—2 первых зеленых листьев обнаруживаются почки возобновления, более крупные на 2—3-м узлах. Хазмогамные цветки, заложенные с осени, распускаются в мае в пазухах 2—3-го зеленых листьев. К этому времени побег имеет после чешуевидных 5—6 настоящих листьев. Такие побеги обычно и описываются в «Определителях». Однако рост побега продолжается и после отцветания хазмогамных цветков. В июле число зеленых листьев увеличивается до 6—8. В дальнейшем у одних побегов рост замедляется и прекращается (побеги с ограниченным ростом, один «квант» метамеров), у других — продолжается до глубокой осени (побеги с продленным ростом, два «кванта» метамеров, общее число узлов — до 14—16). В пазухах большинства летних и осенних листьев образуются плодущие клейстогамные цветки (у отдельных

особей до 10—12 цветков на побеге). В очень влажные годы побеги *V. canina* могут в августе достигать 60—70 см, и тогда они полегают или опираются на ветви кустарников, подобно примитивным лианам.

Побеги *V. canina* нередко ветвятся; на боковых ветвях в свою очередь образуются клейстогамные цветки. Иногда два цветка возникают сериально в пазухе одного листа (рис. 2, *1а*).

Поздно осенью побеги отмирают, но к этому времени в нижних узлах уже вполне сформированы и частично трогаются в рост почки возобновления. В них заложены первый «квант» метамеров побега с зачатками хазмогамных цветков и внучатные почки из 2—3 метамеров.

У *V. canina* нередко наблюдается реитерация за счет спящих почек.

Такая же модель побегообразования (рис. 3, *4*) характерна для всех видов, входящих в подсекцию *Arosulatae* Borb. секции *Trigonocarpeae* (2n=20, 36, 40): *V. montana* L., *V. elatior* Fries, *V. stagnina* Kit., *V. pumila* Chaix и др. Во взрослом состоянии они резко отличаются от всех остальных фиалок по архитектуре побеговой системы, однако наблюдения за ювенильными и имматурными растениями *V. canina* показывают, что начальные этапы развития этой модели связывают ее с двумя другими — моноподиальной розеточной и моноподиальной длиннопобеговой (ползучей). Главный побег у *V. canina*, вероятно, в среднем трициклический. В первый год жизни он почти розеточный, хотя тенденция к удлинению междоузлий имеется с самого начала (Sylven, 1906); верхушка его продолжает функционировать и дает еще по крайней мере 2 годичных прироста, уже удлиненных, которые сразу же полегают, затем верхняя часть главного побега отмирает и у 4—5-летних растений устанавливается типичный симподиальный способ возобновления, хотя побеги 2—3-го порядков еще, как правило, не цветут. Полицикличность побегов, связанная с их полеганием, наблюдается и у взрослых особей в условиях сильного затенения.

Итак, в пределах III модели побегообразования в рассмотренных подродах рода *Viola* четко вырисовываются три варианта (рис. 3, *1а*, *2*, *3*): 1) двухосный с однотипными побегами и интеркалярными соцветиями (вариант V. hirta); 2) трехосный с двумя типами специализированных побегов, с открытыми фрондозными кистями (вариант V. riviniana); 3) промежуточный, сочетающий оба способа цветения (вариант V. mirabilis). Приуроченность первых двух вариантов к определенным кругам родства внутри рода свидетельствует о глубоком и давнем наследственно закрепленном их расхождении, причем в нескольких самостоятельных линиях (с основными числами хромосом x=6, 10), а рассеянные в разных подродах примеры третьего варианта указывают, как нам кажется, на общность происхождения первых двух. Напрашивается мысль, что у предковых форм рода все побеги в системе были «двухосны», т. е. могли формировать цветки непосредственно в пазухах своих листьев. Но в период цветения система побегов скорее всего выглядела как двухосно-трехосная: кроме главного соцветия, могли формироваться и боковые цветоносные побеги, которые, вероятно, не были еще такими глубоко специализированными, как у *V. mirabilis* и ей подобных. Они повторяли строение главного цветоносного побега и, по терминологии W. Troll (1964), относились к категории паракладиев (побегов повторения в системе сложного соцветия — синфлоресценции). Думается, что побеги эти были более или менее удлиненными, по крайней мере в цветоносной части (т. е. могли быть и полурозеточными). В дальнейшем эволюция системы побегов, вероятно, пошла по линии специализации паракладиев и усиления различий между ними и главным цветоносным побегом. Поскольку ранние этапы эволюции рода связывают с горными условиями, то можно предположить в качестве одного из модусов дифференциации торможение роста междоузлий и усиление розеточности скелетных побегов при сохранении удлиненности паракладиев. При этом главное соцветие «встроилось» в розетку — своеобразное явление, которое, как отметил Troll (1964), встречается не часто и только среди полителических таксонов двудольных. Таким образом, один из этапов эволюции моноподиально-розеточной модели фиалок можно представить как растение с двухосно-трехосной системой, состоящей из розеточного главного побега с укороченным интеркалярным соцветием и удлиненных боковых с фрондозными кистями, которые не повторяют строения главного соцветия

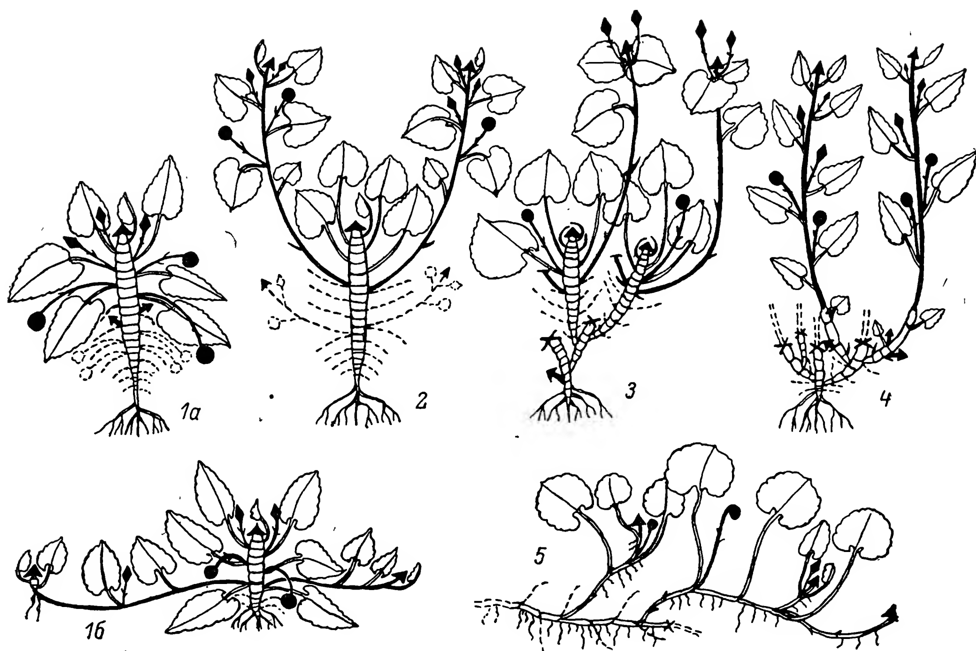


Рис. 3. Схемы систем побегов («архитектура») взрослых особей видов рода *Viola* различных моделей побегообразования.

1а — двухосная моноподиальная розеточная модель (вариант V. hirta), *1б* — та же модель с плагиотропными паракладиями (вариант V. odorata); *2* — трехосная моноподиальная розеточная модель (вариант V. riviniana); *3* — промежуточный двухосно-трехосный вариант той же модели (вариант V. mirabilis); *4* — двухосная симподиальная длиннопобеговая модель (вариант V. canina); *5* — двухосная моноподиальная длиннопобеговая модель (вариант V. epipsila). Многолетние скелетные оси — *светлые*, однолетние оси цветоносных побегов — *черные*, *стрелки* — вегетативные верхушки побегов, *кружки* — хазмогамные цветки или плоды из них, *ромбики* — клейстогамные цветки или плоды из них. *Штриховыми линиями* показаны отмершие части прошлых лет.

и, следовательно, уже не подходят под определение «паракладии», хотя являются их производными. Все цветки на этом этапе, вероятно, были хазмогамными. Возможность последующего расхождения рисуется в виде двух противоположных тенденций: 1) сохранение только главного укороченного соцветия с полной утратой боковых, т. е. переход к крайней двухосности (вариант V. hirta); 2) полная потеря способности к формированию главного соцветия, превращение скелетного побега в чисто вегетативный и сохранение только боковых цветоносов — паракладиев, т. е. переход к строгой трехосности. Расселение в новые экологические ниши, в том числе в леса, вероятно, способствовало превращению части поздно формирующихся цветков в клейстогамные.

Разные формы специализации паракладиев во всех вариантах III модели можно иллюстрировать примерами. Так, в двухосно-трехосном и чисто трехосном вариантах есть виды с длительно растущими боковыми цветоносными побегами, которые образуют сначала хазмогамные, потом клейстогамные цветки (*V. riviniana* и многие другие), но есть и виды с ограниченным ростом этих побегов, формирующих иногда только хазмогамные (*V. uniflora*), а иногда только клейстогамные (*V. mirabilis*) цветки. У *V. odorata* и подобных ей видов паракладии стали плагиотропными, что привело к их укоренению и превращению в побеги возобновления. Не исключено, что ползучие формы IV модели (вариант V. epipsila) — результат дальнейшей специализации по этой линии.

Симподиальная длиннопобеговая модель (вариант V. canina) с учетом начальных этапов ее онтогенеза выглядит как производная от моноподиальной с неустойчивой длиной междоузлий. К выводу о производности этой группы на основании совсем других признаков (чисел хромосом, способности к гибридизации) пришел и Clausen (1929).

Наше предположение о существовании у предковых форм рода удлиненных побегов перекликается с интересной мыслью о возможном лиановом облике предков фиалок (Meusel, Kästner, 1974).

Наибольшее разнообразие жизненных форм дают первые два варианта моноподиально-розеточной модели, что может служить аргументом в пользу их весьма давнего существования. Обращает на себя внимание параллелизм эколого-морфологических изменений, происходивших в процессе адаптивной радиации внутриродовых групп с разными вариантами моделей побегообразования, что и привело к сходным жизненным формам на базе разных моделей (например, к длиннокорневищным геофитам).

Не ставя своей целью дать общую схему всех предполагаемых эволюционных отношений между описанными моделями и таксонами, мы все же можем наметить общие тенденции в изменении отдельных признаков моделей и жизненных форм и выделить среди них первичные и производные, показав направление специализации.

Первичные признаки	Производные признаки
Двухосно-трехосные растения	Строго двухосные или строго трехосные растения (побеги дифференцированы на скелетные и цветоносные)
Побеги (и скелетные, и цветоносные) с длительным моноподиальным нарастанием (верхушечная меристема функционирует много лет)	Побеги с ограниченной способностью к моноподиальному нарастанию (верхушечная меристема функционирует относительно недолго)
Позднее и нерегулярное перевершинивание через реитерацию	Относительно раннее и регулярное перевершинивание, вплоть до настоящей симподиальной системы с ежегодной сменой порядка побегов
Все листья на скелетных побегах зеленые, срединной формации	Часть листьев (иногда бо́льшая) превращена в чешуи
Вечнозеленые или летне-зимнезеленые растения	Летнезеленые растения, иногда даже с тенденцией к эфемероидности (*V. uniflora*)
Почки открытые	Почки закрытые
Хамефиты, гемикриптофиты	Геофиты
Система главного корня	Придаточная корневая система
Эпигеогенные корневища	Гипогеогенные корневища
Длительное функционирование корневищ	Быстрое отмирание корневищ
Слабая вегетативная подвижность	Значительная вегетативная подвижность

Все эти признаки, и более примитивные, и производные, разнообразно сочетаются у конкретных видов даже в пределах небольших родственных групп, что еще раз подтверждает всеобщность правила гетеробатмии (Тахтаджян, 1966).

Если присоединиться к точке зрения тех авторов, которые не без оснований считают травянистые жизненные формы в сем. *Violaceae* производными от древесных, то с учетом проанализированных признаков побегообразования в роде *Viola* можно утверждать, что переход к травянистому образу жизни здесь мог идти несколькими путями, уже отмечавшимися для других таксонов (например, в роде *Veronica* — Серебрякова, Кагарлицкая, 1972; Кагарлицкая, 1981; Савиных, 1979). Основными для фиалок оказались два пути: 1) укорочение междоузлий скелетных побегов в сочетании с погружением оси розеток в субстрат (геофилия); 2) переход к ползучему образу жизни в сочетании с ускорением отмирания более старых проксимальных частей скелетных побегов. Первый путь вызвал двоякую специализацию генеративных органов: а) образование специализированных цветоносных побегов, выносящих цветки и плоды вверх (переход к трехосности); это способствовало диплохории; б) усиление специализации по линии мирмекохории и возникновение геокарпии, т. е. приспособление к цветению и плодоношению «внизу», в субстрате. Третий путь перехода к травянистому образу жизни, основанный на неравнодолговечности ортотропных удлиненных побегов, в роде *Viola* не получил широкого распространения и проявился лишь как производный от первого или второго.

ЛИТЕРАТУРА

Высоцкий Г. Н. Почвенно-ботанические исследования в Тульских засеках. СПб., 1906. 221 с. — *Гатцук Л. Е.* Содержание понятия «тра́вы» и проблема их эволюционного положения. — В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976, с. 55—130. — *Голубев В. Н.* Некоторые вопросы филоморфогенеза древесных и травянистых жизненных форм покрытосеменных. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 12, с. 1680—1685. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Кагарлицкая Т. Н.* Онтогенез и эволюция жизненных форм вероник секции *Pseudolysimachium* Koch: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1981. 16 с. — *Ракова М. В.* О редком дальневосточном виде фиалки *Viola rossii* (*Violaceae*). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 994—1000. — *Савиных Н. П.* Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 3, с. 92—105. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 2, с. 67—81. — *Серебрякова Т. И.* Об основных архитектурных моделях травянистых многолетников и модусах их преобразования. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 5, с. 112—128. — *Серебрякова Т. И.* Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 6, с. 97—109. — *Серебрякова Т. И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 161—179. — *Серебрякова Т. И., Кагарлицкая Т. Н.* Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, вып. 6, с. 81—98. — *Серебрякова Т. И., Петухова Л. В.* «Архитектурные модели» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, вып. 6, с. 51—65. — *Смирнова О. В., Кагарлицкая Т. Н.* О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 57, вып. 5, с. 481—492. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». т. I—XXX. Л.: Наука, 1973. 667 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юзепчук С. В.* Род *Viola*. — В кн.: Флора СССР, т. 15, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 363—479. — *Baird V. B.* Wild violets of North America. Berkeley: Univ. Calif. Press, 1942. 225 p. — *Beattie A. J., Lyons N.* Seed dispersal in *Viola* (*Violaceae*); adaptations and strategies. — Amer. J. Bot., 1975, vol. 62, N 7, p. 714—722. — *Clausen J.* Chromosome number and relationship of some North American species of *Viola*. — Ann. Bot., 1929, vol. 43, N 172, p. 741—764. — *Clausen J.* Cytotaxonomy and distributional ecology of western North American violets. — Madroño, 1964, vol. 17, N 6, p. 173—197. — *Fisher J. B., Hibbs D. E.* Plasticity of tree architecture: specific and ecological variations found in Aubreville's model. — Amer. J. Bot., 1982, vol. 69, N 5, p. 690—702. — *Flora* Europaea, vol. 2. Cambridge Univ. Press, 1968. 532 p. — *Hallé F., Oldeman R. A. A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Mason, 1970. 178 p. — *Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B.* Tropical trees and forests: an architectural analysis. N. Y.: Springer, 1978. 441 p. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 1925, vol. 5. 1. Aufl., München; 3. Aufl., Berlin, 1975. 678 S. — *Holm Th.* Comparative studies of North American violets. — Beih. Bot. Centralbl., 1932, Bd 50, 2. Abt., S. 135—182. — *Lukasiewicz A.* Wyróznianie rocznych przyrostów w nadziemnych i podziemnych cresciach bylin. — Badania fizjograficzne nad Polska zachodnia, 1976, t. XXIX, ser. B, Botanika, S. 147—178. — *Melchior H.* Phylogenetische Entwicklung der Violaceen. — Fedde Repert., 1925, Bd 36, Beih., S. 83—125. — *Melchior H.* Blütenstandbildung bei der Gattung *Viola*, ein Beitrag zur Phylogenie der Violaceen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1932, Bd 50, Hf 4, S. 198—204. — *Melchior H.* *Violaceae*. — In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, Bd 2. Berlin: Borntraeger, 1964. 666 S.— *Meusel H., Kästner A.* Zur Wuchsform einiger Veilchenarten. — Phyton, 1974, vol. 16, fasc. 1—4, p. 127—135. — *Scharfetter R.* Biographien von Pflanzensippen. Wien: Springer, 1953. 546 S. — *Schmid E.* Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen. — Ber. Schweitz. Bot. Ges., 1963, Bd 73, S. 276—324. — *Serebryakova T. I.* Modes of evolutionary transformation of life forms in different taxa. — В кн.: XII Междунар. бот. конгресс: Тез. докл., 1975, т. 1. Л.: Наука, с. 234. — *Sylven N.* Om de Svenska Dicotyledonernas förstarkningsstadium eller utweckling fran frö till blomning. I. Speciell del. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. handlingar. N. F. 1906, Bd 40. Uppsala. 348 S. — *Troll W.* Die Infloreszenzen, Bd I. Jena: Fischer, 1964. 615 S.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина

Получено 20 XII 1983.

SUMMARY

Monopodial rosette pattern of shoot formation dominates in the genus *Viola*, represented by three main variants: 1) two-axis pattern with rosette shoots of the same type and axillary flowers (*V. hirta* variant); 2) three-axis pattern with specialized frame shoots and long flower-bearing ones (*V. riviniana* variant), and 3) mixed pattern (*V. mirabilis* variant). Monopodial long-shoot pattern is characteristic of creeping two-axis violets (*V. epipsila* variant). This pattern is connected with the rosette model by the intermediate forms — in the ontogeny and due to the instability in internodal length. Sympodial long-shoot pattern characteristic of a small group of species (*V. canina* variant) is considered a derivative of monopodial patterns. The diversity of life forms, arising on the basis of the shoot formation models, as well as some supposed trends in morphologic evolution within the genus, are shown.

УДК 581.9 : 581.526.53 (798)

Б. А. Юрцев

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВНУТРЕННЕЙ АЛЯСКИ [1]

B. A. YURTSEV. BOTANICAL-GEOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF STEPPE VEGETATION OF THE INTERIOR ALASKA

В некоторых северотаежных районах Восточной Аляски роль степной растительности южных склонов в сложении ландшафта вполне сопоставима с таковой в среднем течении рек Индигирки или Колымы. Травянистые сообщества образованы континентальными ксерофитами и мезоксерофитами, на самых крутых склонах — полукустарничковые сообщества *Artemisia frigida*. Степи Аляски отличаются от флороценотипа прерий полным отсутствием тропикогенных групп злаков (сорговых, просовых), от внутреннекордильерской полукустарниково-злаковой степи — весьма незначительной ролью представителей кордильерских эндемичных родов. Они образованы видами, либо общими с Северо-Восточной Якутией, либо викарными якутским степным. Повышенную роль в их сложении вегетативноподвижных видов можно объяснить большими миграционными возможностями последних (преобладали миграции из Восточной Сибири через Берингию). На сухих южных склонах долин Внутренней Аляски степные сообщества представляют топоэдафический климакс.

В некоторых осмотренных нами районах Восточной Аляски (Юрцев, 1984) протяженность массивов ксерофитной травянистой и полукустарничковой растительности оказалась вполне сопоставимой с таковой в основных очагах остепнения на горном северо-востоке Якутии, в бассейнах среднего и верхнего течений рек Яны и Индигирки; это обусловливает общее физиономическое сходство ландшафтов Внутренней Аляски и Якутии.

Самый крупный очаг концентрации степной растительности встречен нами в долине среднего течения р. Коппер (ниже межгорной котловины в ее верховьях). Особенно сильны позиции степной растительности в местах расширения горной долины — при впадении ее левого притока — р. Читины — и правых — рек Тонзины, Галканы и Гаконы. Частично или полностью лишенные древесно-кустарниковой растительности травянистые участки сухих южных склонов протянулись на многие километры вдоль долины, местами поднимаясь до 300 м вверх от подножья склонов; встречаются они и в глубоких и узких долинах притоков, образуя крупные и мелкие вкрапления в фон елово-мелколиственного леса. Почти повсеместно почвообразующие породы здесь — очень светлые разности лёссов, несогласно залегающие на осадочных и вулканогенных породах разного возраста и лишь местами смытые. Сильные долинные ветры и сейчас поддерживают интенсивное отложение (перевевание?) лёсса; местами можно видеть свежие песчаные дюны в долине реки, зарастающие тополем и лохом.

Несколько меньшую протяженность имеют степные массивы на южных склонах долины р. Юкон в ее среднем течении — на участке от обрыва Игл (Eagle Bluff) до обрыва Калико (Calico Bluff); однако и здесь степные участки протя-

[1] Общая характеристика природных условий и зональной (северотаежной) растительности Восточной Аляски публикуется в другой работе (Юрцев, 1984), освещающей, как и данная публикация, результаты совместных полевых исследований на Восточной Аляске группы советских и американских ботаников в июле 1981 г. согласно проекту 02.05 Советско-Американской программы сотрудничества в области охраны среды. Пользуюсь случаем выразить сердечную признательность нашим гидам — американским ботаникам докт. D. F. Murray, B. M. Murray, C. Parcker (Музей Университета Аляски, Фэрбэнкс).

нулись почти непрерывной полосой на многие километры, сопровождая выходы песчаников и сланцев; на самих же обрывах, сложенных ультраосновными или карбонатными породами, степные группировки приурочены к более пологим участкам, обогащенным мелкоземом, фон здесь составляет разреженная растительность осыпей и скал, изобилующая редкими реликтовыми видами ксеропетрофитов с дизъюнктивными ареалами (имеются и местные «точечные» эндемики). Немногочисленные описания группировок степного типа в американской литературе по Аляске в значительной степени относятся к этим колониям реликтовой ксеропетрофитной растительности (Hanson, 1951; Shacklette, 1966; Batten e. a., 1979). Однако основные очаги остепнения в долине Юкона начинаются в нескольких десятках километров выше по течению — на территории Канады — и тянутся от окрестностей г. Доусона к верховьям реки; здесь, по словам американского геолога-палеогеографа D. Hopkins (личное сообщение), значительная часть обращенных к югу и западу склонов окрашена в серо-зеленый тон вследствие доминирования степных и полукустарничковых (полынных) группировок, тогда как северные и восточные склоны — черно-зеленые, покрытые еловым лесом. Таким образом, страна Джека Лондона оказалась одним из основных очагов развития степной растительности в континентальных северотаежных районах горного северо-запада Северной Америки.

В более высокой части Юконского плато между долинами рек Тананы и Юкона (участок от Tetlin Junction до Eagle вдоль автотрассы Тэйлора — Taylor Highway) в бассейне левого притока Юкона — р. Фортимайл — безлесные степные участки значительно разобщены, имеют меньшую протяженность и вкраплены в фон таежной растительности. Ситуация в этом районе напоминает таковую в бассейне Колымы (Юрцев, 1981). Степные группировки встречены на делювии песчаников и древнем песчано-галечниковом аллювии; их позиции на южных склонах здесь менее устойчивы.

Почти столь же разобщены, однако местами они заметно крупнее, участки степной растительности и в долине р. Тананы (самого крупного левого среднего притока Юкона). Эти участки приурочены к крутым южным склонам высокой цокольной террасы, чаще всего к местам, где она подрезается рекой или ее притоками (например, Johnson River, Shaw Creek), на выходах кислых осадочных пород. Одна из самых богатых степных колоний встречена нами вдоль автотрассы Ричардсона (Richardson Highway) близ устья Shaw Creek. О достаточно высокой активности степных растений в долине р. Тананы говорит поселение некоторых доминантных видов (*Artemisia frigida*, *A. alaskana*, *Calamagrostis purpurascens*) на крутых эродированных участках южных склонов, образовавшихся в ходе строительства автотрассы.

Более близкое знакомство с растительностью сухих безлесных южных склонов межгорных котловин Восточной Аляски показало, что она вполне соответствует классическому определению степного типа растительности, данному Е. М. Лавренко (1938), — сообщества микротермных ксерофильных, морозо- и засухоустойчивых трав, с некоторыми дополнениями, предложенными мной позднее (Юрцев, 1978, 1981), — приуроченность к континентальному климату, к околонейтральным и слабощелочным почвам, насыщенным кальцием; неполная сомкнутость травостоя при высокой насыщенности почвы корнями.

Известно, что степной тип растительности существует в нескольких региональных вариантах, трактуемых как различные флороценотипы или фратрии. Для того чтобы уяснить место экстразональных степей Восточной Аляски в системе этих региональных вариантов, необходимо сравнить степную растительность Аляски и соседних территорий с прериями центральных и восточных равнин Северной Америки, своеобразной полукустарниково-злаковой степью внутренних межгорных котловин Североамериканских Кордильер (тем более что территория Аляски и Юкона принадлежит той же горной системе), наконец, с экстразональной степной растительностью Центральной и Северо-Восточной Якутии, представляющей северный дериват дауро-монгольских степей.

Ярким отличием степей Восточной Аляски от всех вариантов прерий является полное отсутствие у первых представителей групп злаков тропического происхождения — из триб сорговых и просовых, таких как характерные для короткотравных прерий Великих равнин низкорослые корневищно-кустовые

Buchloë dactyloides, *Bouteloua gracilis* и *B. hirsuta* или более рослые растения типичной (высокотравной) прерии — виды рода *Andropogon*, *Sorghastrum nutans*, *Panicum virgatum*, а из других групп — кактусов. Между тем именно присутствие в растительном покрове прерий (обычно в роли доминантов) представителей этих групп, обладающих C_4-фотосинтезом и вегетирующих в разгар лета (в самое пекло), составляет главное отличие прерий от собственно степных флороценотипов. Что же касается второй основной группы растений ценофлоры прерий — представителей внетропических таксонов (таких как виды родов *Stipa*, *Festuca*, *Poa*, *Artemisia*, *Potentilla*, *Oxytropis*) с C_3-фотосинтезом и более ранним типом сезонного развития (растения прохладного сезона, «выгорающие» во время засухи), то они имеют немало видов и рас, общих со степями Аляски. Флористическая общность возрастает при движении с юго-востока на северо-запад; максимальное сходство наблюдается в северной прерии Канады, где, однако, хорошо представлены и тропикогенные группы злаков, встречаются кактусы (виды рода *Opuntia*). Канадская лесостепь — осиново-тополево-березовая (сходна с лесостепью Западной Сибири, с ее осиново-березовыми колками). Примечательно то, что во многих вариантах короткотравных прерий доминируют корневищно-кустовые виды злаков (*Buchloë*, *Bouteloua*), устойчивые к выпасу крупных травоядных копытных и пожарам; севернее усиливается роль корневищно-кустовых видов злаков и осок из голарктических групп (*Carex duriuscula*=*C. stenophylla* subsp. *eleocharis*, *Elytrigia dasystachya*, *E. smithii*, *Leymus innovatus*).

Внутреннекордильерская степь (к западу от Скалистых гор) существенно отличается от травянистой ксерофитной растительности Великих равнин и Плато прерий (к востоку от Скалистых гор) по составу и структуре сообществ (Küchler, 1964; Franklin, Dyrness, 1969). Здесь в число доминантов входят ксерогенные полукустарники из голарктического рода *Artemisia* (*A. tridentata*, *A. arbuscula*) и эндемичных кордильерских *Eriogonum* (*E. niveum*, *E. sphaerocephalum* — сем. *Polygonaceae*), *Purshia* (*P. tridentata* — сем. *Rosaceae*); немало разнообразных полукустарничков из родов *Phlox*, *Chrysothamnus*, *Aster* s. l. (сем. *Compositae*), из норичниковых и т. д. Имеются и кактусы (*Pediocactus*, *Opuntia*). Относительная роль полукустарников возрастает на сбитых пастбищах, их высота и сомкнутость крон максимальны в лощинах и постепенно уменьшаются к вершинам холмов и увалов, нередко сложенных базальтами и другими изверженными породами (наши наблюдения в бассейне р. Колумбии). Однако полукустарники легко уничтожаются пожарами. В травостое целинной растительности господствуют дерновинные злаки — *Elytrigia spicata*, остистые виды рода *Stipa* (*S. columbiana*, *S. thunbergii*), *Festuca idahoensis*, *Poa secunda*, *P. cusikii* и другие, разнообразные двудольные, среди которых также немало представителей эндемичных кордильерских родов. Доминируют виды с C_3-фотосинтезом, виды с C_4-фотосинтезом играют эпизодическую роль. Просветы между дерновинками трав обычно заполняют мелкие верхоплодные мхи (*Bryum argenteum*, *Tortula brevipes*, *T. ruralis* и др.) и корковые лишайники (*Parmelia esasperata*, *Lecanora hageni*, *Physcia grisea* и др.), что не типично для степной растительности к востоку от Скалистых гор. По мнению американских исследователей (Mack, Thompson, 1982), различия между степной растительностью к западу и востоку от Скалистых гор во многом определяются взаимоотношениями степных растений с травоядными копытными, давлением отбора в условиях сильного или слабого выпаса. К востоку от Скалистых гор на степных равнинах еще недавно выпасались крупные стада бизонов (для которых кстати излюбленным кормом служат травы с C_4-фотосинтезом), а в плейстоцене — также лошади и другие крупные копытные; во внутреннекордильерские степи проникали лишь небольшие стада.

Большое значение для формирования обоих флороценотипов имели также различия в типе климата: для засушливых котловин Внутренних Кордильер характерны довольно мягкие зимы (средняя минимальная температура января около —10 °C), зимний максимум и летний минимум осадков; эти районы хорошо защищены от вторжения арктического воздуха; сезонная дифференциация климата приближается к таковой в средиземноморских странах. Напротив, к востоку от Скалистых гор зимы намного более суровы (морозны и малоснежны),

максимум осадков отмечается в летнее время, что благоприятно для C_4-растений («растений теплого сезона», по терминологии американских геоботаников), для которых характерны замедленное прохождение фенологических фаз, более поздняя кульминация фотосинтетической деятельности. Отсюда и различия в наборе доминирующих жизненных форм, в частности значительная роль к западу от Скалистых гор полудревесных растений (полукустарников и полукустарничков), ничтожная — C_4-растений. Как показали американские авторы, рассматриваемые региональные типы степных биоценозов по-разному реагировали на антропогенные воздействия в историческое время (развитие пастбищного животноводства): неприспособленные к сильному выпасу травянистые синузии внутреннекордильерской степи, в которых преобладали крупные дерновистые злаки с относительно высоким положением почек возобновления, были быстро выбиты и замещены свитой средиземноморских заносных однолетников; также усилились позиции непоедаемых скотом полудревесных растений. В то же время преадаптированные к перевыпасу биоценозы короткотравных прерий смогли выдержать усиление пастбищной нагрузки без столь радикальных изменений состава.

Кордильерский ксерофильный элемент присутствует в степных сообществах Восточной Аляски, что отмечалось и американскими авторами (Young, 1976; Мёррей, 1979). Однако, как показали наши полевые наблюдения, роль в сложении степных сообществ представителей кордильерских эндемичных родов (в основном трав, отчасти — подушковидных полукустарничков *Eriogonum flavum* var. *aquilinum*) сугубо эпизодична. Эти растения, как правило, известны на Аляске из единичных местонахождений, они характерны для участков с ослабленной конкуренцией: открытых сериальных петрофитных группировок останцовых скал и щебнистых осыпей, сложенных серпентинитами и известняками (Eagle Bluff, Calico Bluff), реже — сланцами и песчано-галечным древним аллювием (Kathul Mountains; все три пункта — в среднем течении Юкона). Малую общность состава степей Аляски и внутреннекордильерских степей можно объяснить существенными различиями в степени суровости зим, устойчивости высоких температур летом и в распределении осадков по сезонам; еще больше эти различия должны были быть в криоаридные интервалы плейстоцена.

При сравнении экстразональной степной растительности Восточной Аляски и Северо-Восточной Якутии бросается в глаза значительное сходство состава и структуры. Травостой степей Аляски в основном образован либо видами и подвидами, идентичными степным растениям Якутии (таковых меньшинство, но среди них целый ряд основных доминантов, таких как *Artemisia frigida*, *Calamagrostis purpurascens*, *Carex duriuscula*, *Potentilla pensylvanica* s. l.), либо же видами и расами, иногда группами видов, викарными восточно-сибирским и в этом случае нередко общими с северными вариантами прерий. Это говорит о глубоком флорогенетическом родстве экстразональных степей континентальных таежных районов Северо-Восточной Якутии и Восточной Аляски, об определяющем значении обмена ксерофильными типами через Берингию и о том, что этот обмен заведомо невозможно свести к одному этапу (Юрцев, 1962). В целом же степная растительность Аляски производит впечатление обедненного деривата более богатого степного комплекса Якутии (Юрцев, 1981): в 35 описаниях отмечено немногим больше 60 видов сосудистых растений, из которых чуть более половины особенно типичны именно для этих сообществ, составляя ядро восточно-аляскинского степного флороценотического комплекса. Очень беден и списочный состав конкретных сообществ (часто 6—8 видов на 100-метровой площадке); особенно сильно обеднены степи на лёссовых склонах; ср. также данные Hoefs e. a. (1975) по району Kluane Lake в верховьях Юкона.

Рассмотрим состав степного флороценотического комплекса Аляски и наиболее обычных представителей экологически близких комплексов.

А. Виды, общие со степями Сибири. Полукустарнички ***Artemisia frigida***, **Alyssum obovatum*,[2] ***Selaginella sibirica***; травы

[2] Виды, не встреченные на осмотренных нами конкретных участках, но известные с Аляски и (или) Юкона, отмечены звездочкой, полужирным курсивом выделены доминанты и субдоминанты.

Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *C. supina subsp. ***spaniocarpa*, *Calamagrostis purpurascens***, *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, ***P. pensylvanica***, *Androsace septentrionalis*; ***Poa glauca*** (под последним названием авторы «Флоры Аляски» объединяют, кроме типичной формы, также более ксероморфную степную расу, близкую к описываемому с Чукотки *P. arctostepporum* Jurtz. et Probat.). Из восточной и центральной частей хр. Брукса известны **Festuca lenensis* и **F. auriculata*, каждый в единственном местонахождении (Алексеев, 1982);[3] для бассейнов верхних течений Юкона и Тананы приводится их отдаленный американский сородич **F. saximontana*, однако на осмотренных нами степных участках типчаки отсутствовали. В районе северного подножия хр. Брукса близ оз. Галбрас мы впервые для арктической Аляски описали криофитно-степное и петрофитное тундростепное сообщества, где отмечена, помимо некоторых перечисленных выше таксонов, и *Potentilla crebridens* s. l. В степных сообществах Аляски встречены также криоксерофиты *Erigeron compositus*, *Lesquerella arctica*, гемикриоксерофит *Antennaria compacta*, ксеромезофиты *Draba nemorosa*, *Artemisia laciniatiformis*, *Cnidium cnidifolium*, *Castilleja caudata*, ***Rosa acicularis*, *Juniperus sibirica***. Из перечисленных выше степных и лугостепных растений часть видов в Северной Америке не выходит за пределы Аляски и Юкона и некоторых более южных горных районов: *Selaginella sibirica*, *Alyssum obovatum*, *Carex obtusata*, *Silene repens*, *Artemisia laciniatiformis*, *Cnidium cnidiifolium*, *Festuca lenensis*, *F. auriculata*.

Б. Виды и подвиды, замещенные в степях Азии близкими викарными таксонами. Петрофильный полукустарничек ***Artemisia alaskana*** (ближайшая азиатская раса — *A. kruhsiana* subsp. *multisecta*), **A. rupestris* subsp. *woodii*; многолетние травы ***Elytrigia spicata*** (в Евразии восточно-сибирская *E. jacutorum*, уральская *E. reflexiaristata*, европейская *E. strigosa*), *E. yukonensis* (к востоку от Скалистых гор *E. dasystachys*, в Центральной и Северо-Восточной Якутии — *E. villosa=Agropyron karawaewii*), ***Roegneria pauciflora*** (*R. macroura*), ***Carex filifolia*** (доминирует в степных сообществах субальпийского пояса — Hoefs e. a., 1975; основной ареал в прериях предгорий Скалистых гор и засушливых частях Кордильер, близкие виды — в более южных районах Кордильер; на северо-восток Азии проник криофильный дериват *C. hepburnii*), *Linum lewisii* (*L. perenne*), ***Oxytropis varians*** (*O. leucantha* emend. Welsh s. l.), **O. splendens* (на северо-востоке Азии *O. scheludjakoviae*, *O. incana*, *O. schmorgunoviae*), *Eritrichium splendens* (*E. sericeum*), *Plantago canescens* subsp. *septata* (в низовьях Маккензи и восточнее — subsp. *richardsonii*, на о. Большой Роутан в Чаунской губе — subsp. *jurtzevii*, в Центральной Якутии и в бассейне Яны — subsp. *canescens*; лугостепные корнеотпрысковые растения); из ксеромезофитов поймы, сухих луговин, осветленных лесов, опушек, зарослей кустарников — *Leymus innovatus* (в Азии — *L. dasystachys*), ***Hedysarum mackenzii*** (заходит на восток Чукотского п-ова; в лугостепных сообществах Восточной Сибири — очень близкий *H. dasycarpum*). Травы монокарпики и олигокарпики, ингредиенты: *Arabidopsis mollis* (в Восточной Сибири, континентальном секторе Чукотки, внутренней Камчатке — очень близкий *A. bursifolia*, на известняках в северо-восточной части Чукотского п-ова — *A. tschuktschorum*, на Алтае, горах Средней Азии — *A. mollissima*); *Arabis hoelboellii* (на северо-востоке Якутии — *A. turczaninovii*); *Torularia humilis* subsp. *richardsonii* (в Азии — subsp. *humilis*, на обоих континентах — subsp. *arctica*), *Lappula occidentalis* (в Азии — ряд близких видов), *Chamaerhodos erecta* subsp. *nuttalii* (в Восточной Сибири — subsp. *erecta*), *Erysimum inconspiquum* (*E. boreale*, *E. hieracifolium*). Из заходящих на степные участки ксеромезофильных форм более отдаленных сородичей в Азии (в пределах одной секции или подсекции) имеют *Carex rossii*, *C. petasata*, *C. aenea*, *C. albo-nigra* (все — дернистые формы), *Saxifraga reflexa*, *Campanula*

---

[3] *Festuca lenensis* собрана вблизи юго-западного подножия Британских гор, образующих восточное звено хр. Брукса, — в зоне их сочленения с горами Ричардсона, на галечниках Black Fox Creek в верховьях этого ручья, в окружении лесотундрового ландшафта, в краевой части межгорной котловины р. Поркьюпайн — правого среднего притока Юкона (Welsh, Rigby, 1971). Именно в этом секторе неоледеневавшие территории бассейна Юкона соединялись с таковыми арктического склона и осушенного полярного шельфа.

aurita (близкая к олиготипной группе дальневосточных колокольчиков, выделяемой Ан. А. Федоровым в самостоятельный род *Popoviocodonia*), *Achillea borealis*, *Erigeron caespitosus* (возможно, и *Silene williamsii*).

В. Представители эндемичных американских родов и секций. Основу этой группы составляют ксеропетрофиты из эндемичных кордильерских родов, это: *Cryptantha shacklettcana* из сем. *Boraginaceae* (только Calico Bluff и Eagle Bluff; ареал очень близкого *C. spiculifera* — в засушливых внутренних районах Кордильер (Batten e. a., 1979), обособленная популяция из окрестностей пос. Янракыннот на юго-востоке Чукотского п-ова заслуживает выделения в особый вид); *Eriogonum flavum* из сем. *Polygonaceae* (те же пункты и Kathul Mountains, морфологически своеобразная популяция — var. *aquilinum*, подушковидное растение; очень близка к var. *xanthum* из гор штата Колорадо); *Phacelia sericea* s. l. из сем. *Hydrophyllaceae* (дизъюнкция свыше 1000 км между крохотным фрагментом ареала на Аляске—Юконе и основной кордильерской частью ареала); *Pentstemon gormanii* (эндемик Восточной Аляски и Юкона, известен из многих пунктов; ареал близкого вида *P. eriantherus* — к югу от области, занятой в позднем плейстоцене Кордильерским ледовым щитом, заходит в прерии); *Podistera yukonensis* из сем. *Umbelliferae* (крохотный ареал близ границы Аляски и Юкона). Среди ксеромезофитов, обычных на менее сухих степных участках, можно упомянуть два вида рода *Solidago* (*S. multiradiata*, *S. decumbens* subsp. *oreophila*), а также *Fragaria virginia*.

Более полный список растений Аляски и Юкона, приуроченных в значительной степени к сухим южным склонам, береговым обрывам и обнажениям коренных пород (Murray e. a., 1983), включает также следующие таксоны: из группы Б — **Arabis divaricarpa*, **Eurotia lanata*, **Erysimum angustatum*, **Papaver nudicaule* subsp. *americanum*; из группы В — *Erigeron* sp. (?**pumilus* sensu Hulten, 1968), **Haplopappus macleanii*, **Phlox richardsonii*, высокогорную **Townsendia hookeri*. Большинство перечисленных таксонов известно из единичных (часто — единственного) местонахождений на территории Аляски—Юкона.

В той же работе (Murray e. a., 1983) приведены также списки мхов и лишайников, собранных и определенных B. Murray на степных склонах в основных районах наших исследований в долине рек Коппер (4 участка), Тананы (2 участка) и среднего течения Юкона (5 участков). Из 30 видов мхов (13 семейств), которые удалось идентифицировать до вида, 21 ($^2/_3$) принадлежат двум семействам: *Pottiaceae* и *Grimmiaceae*, изобилующим ксерофильными формами; 5 из них впервые приводятся для Аляски (*Aloina rigida*, *Phascum cuspidatum*, *Pseudocrossidium revolutum*, *Grimmia teretinervis*, *Indusiella tianschanica*, последний вид — новость для флоры Северной Америки!); находка 6 других (*Didymodon* cf. *rigidulus*, *Pterygoneurum lamellatum*, *P. ovatum*, *P. subsessile*, *Tortula caninervis*, *Coscinodon cribrosus*) существенно расширяет прежние представления об их распространении на Аляске.

Привожу помещенный в работе D. Murray с соавторами список мхов степных склонов Аляски, определенных B. Murray до вида (буквенные индексы в скобках обозначают район сбора — гористую долину реки: C — Copper River, T — Tanana River, Y — Yukon River; распределение степных сообществ в этих долинах охарактеризовано в начале статьи по наблюдениям на участках, на которых собраны мхи).

Aloina brevirostris (C, Y), *A. rigida* (T, Y), *Barbula convoluta* (T, Y), *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Y), *Didymodon* cf. *rigidulus* (T, Y), *Molendoa sendtnerianum* (Y), *Phascum cuspidatum* (T, Y), *Pseudocrossidium revolutum* (T), *Pterygoneurum lamellatum* (C), *P. ovatum* (C, T), *P. subsessile* (C, T, Y), *Tortella fragilis* (Y), *Tortula caninervis* (Y), *T. ruralis* (C, Y), *Stegonia latifolia* (C), *S. pilifera* (C), *Coscinodon cribrosus* (Y,) *Grimmia anodon* (C, Y), *Grimmia teretinervis* (Y), *Indusiella tianschanica* (Y), *Schistidium apocarpum* (Y), *Bryum argenteum* (C, T, Y), *Encalypta rhaptocarpa* (T, Y), *Hypnum vaucheri* (Y), *Rhytidium rugosum* (T, Y), *Hedwigia ciliata* (T, Y), *Polytrichum piliferum* (T), *Thuidium abietinum* (Y), *Hylocomium splendens* (Y — осиновый колок), *Orthotrichum speciosum* (Y). 6 таксонов не определены до вида.

Большинство из перечисленных видов имеет очень широкое распространение (что характерно как для мхов, так и для лишайников), определенно тяготея

к сухим (или скальным) экотопам и к участкам с несомкнутым покровом сосудистых растений.[4] Часть видов была известна ранее (преимущественно или исключительно) из горных степных разобщенных территорий Старого и Нового Света. Так, ближайшие местонахождения в Азии ксерофильных мхов-эфемеров *Phascum cuspidatum* и *Pterygoneurum subsessile* — степи среднего течения Индигирки (Афонина и др., 1980), а *Indusiella tianschanica* — степи Монголии и Южной Сибири. Такого же порядка дизъюнкции в ареалах *Aloina rigida*, *Molendoa sendtnerianum*, *Pseudocrossidium revolutum*, *Grimmia anodon* (скальные кальцефильные виды). В целом же отмечается значительная общность состава мхов со степными сообществами Северо-Восточной Азии.

Далее привожу составленный B. Murray список лишайников степных склонов Восточной Аляски. Пять из этих видов (*Caloplaca tominii*, *Fulgensia desertorum*, *Collema coccophorum*, *Psorula rufonigra*, *Spilonema revertens*) оказались новыми для Аляски.

Caloplaca stillicidiorum (C, T, Y), *C. tominii* (C — повсеместно), *Candelariella aurella* (C), *Cetraria nivalis* (T), *Cladonia pyxidata* (incl. *C. pocillum*; T, Y), *C. squamules* (T, Y), *Collema coccophorum* (C), *Cornicularia aculeata* (T), *Dermatocarpon hepaticum* s. l. (C, T, Y), *Diploschistes bryophilus* (T, Y), *Endocarpon pusillum* (C, Y), *Fulgensia desertorum* (C), *Lecanora* cf. *frustulosa* (T, Y), *L.* cf. *palanderi* (C), *Parmelia sulcata* (Y), *Peltigera aphtosa* (T, Y), *P.* cf. *lepidophora* (Y), *Peltigera* cf. *malacea* (Y), *P. rufescens* (Y), *P. spuria* (C, T), *Phaeophyscia constipata* (Y), *Ph. sciastra* (Y), *Physcia caesia* (Y), *Physconia muscigena* (T), *Ph.* cf. *perisidiosa* (Y), *Psora decipiens* (C, T), *Psorula rufonigra* (T, Y), *Rhizocarpon disporum* (C), *Rhizoplaca roscida* (C), *Spilonema revertens* (T, Y), *Squamarina lentigera* (C), *Staurothele perradiata* (C), *Toninia caeruleonigricans* (C, T), *Verrucaria* cf. *leightonii* (C), *Xanthoria elegans* (C), *Parmelia* (*Xanthoparmelia*) *taractica* (T, Y), *X. wyomingica* (Y). Кроме того, 14 таксонов не определены до вида (среди них виды родов *Acarospora*, *Aspicilia*, *Buellia* и др.).

Среди лишайников, помимо многочисленных широкораспространенных полизональных ксерофитов, больше таксонов, приуроченных к аридным и субаридным территориям в глубине различных континентов. Значительная часть перечисленных видов встречается в степных сообществах Северо-Восточной Якутии (Афонина и др., 1979, 1980) и Монголии; не найдены пока в Якутии *Fulgensia desertorum* и *Squamarina lentigera*. Пустынно-степной «евразиатский» вид *Caloplaca tominii* совсем недавно открыт в степных сообществах среднего течения Индигирки, Аляски, Юкона, ряда районов Северной и даже Южной Америки (Nimis, 1981a, в)! B. Murray (цит. по: Murray e. a., 1983) отмечает различие в наборе лишайников степных сообществ на лёссах (C) и выходах коренных пород (T, Y). На карбонатных корочках, покрывающих «полупочву» лёссовых степных склонов, обычны *Caloplaca tominii*, *Fulgensia desertorum*, *Psora decipiens*, *Squamarina lentigera* и *Toninia caeruleonigricans*, характерные также для степей в верхнем течении Юкона и прерий Канады. На щебнистых степных склонах (T, Y) найдены петрофильные виды *Lecanora* spp., *Rhizoplaca* spp., *Psorula rufonigra*, *Spilonema revertens*, на более грубо скелетных почвах (менее основного состава?) появляется род Parmelia. B. Murray (цит. по: Murray e. a., 1983) справедливо отмечает некоторые эколого-биологические особенности ксероморфных мхов и прежде всего лишайников (высокую устойчивость к иссушению и охлаждению, малые размеры — способность произрастать в микроэконишах, независимость от корневой конкуренции сосудистых растений и др.), позволяющие предположить непрерывное существование основного ядра рассматриваемого комплекса in situ, по крайней мере с криоаридных интервалов плейстоцена.

Итак, флороценотип степей Восточной Аляски и Юкона обнаруживает черты производности от дауро-монгольского флороценотипа и особенно его северо-восточно-якутского регионального варианта, с которым он сходен по набору таксонов надвидового уровня и отчасти — составу видов и рас; однако многие характерные таксоны степей Якутии не представлены в степях Аляски и Юкона (Юрцев, 1981). В то же время на видовом уровне отмечается значительная

[4] При обсуждении состава мхов степных склонов Аляски я пользовался консультацией О. М. Афониной, состава лишайников — И. И. Макаровой и Л. И. Бредкиной; приношу им искреннюю признательность. Названия видов приведены согласно цитированной работе.

общность первых с северными вариантами прерий, хотя специфичные для прерий тропикогенные группы полностью отсутствуют в степях Аляски. Целый ряд сибирских ксерофитов и гемикриоксерофитов в Америке встречается только на Аляске и Юконе. Число эндемичных рас в степной ценофлоре Аляски очень невелико.

Из сказанного ясно, что для формирования степной ценофлоры Аляски особое значение имели миграции через Берингийский мост суши — широкая область периодически осушавшегося шельфа Чукотского и Берингова морей. Ландшафтно-климатическая обстановка в этой области контролировала состав ксерофитов и криоксерофитов, которые сумели проникнуть с материка на материк (о преобладании случаев миграций из Азии в Америку говорилось ранее: Юрцев, 1962, 1981; обратный путь расселения вероятен, например, для *Calamagrostis purpurascens* s. l., *Elytrigia dasystachys* → *E. yukonensis* → *E. villosa*, *Arabis hoelboellii* → *A. turczaninovii*). Сравнение биоморф степей Восточной Аляски и северо-востока Сибири показывает, что не все биологические типы растений имели одинаковые шансы «пройти» по Берингийскому мосту.

Так, в изученных нами степных сообществах Аляски обращает на себя внимание отсутствие истинно дерновинных злаков — типчаков, ковылей, овсецов, доминирующих в горных степях северо-востока Сибири на стадии топоэдафического климакса. Целый ряд дернистых видов злаков и осок имеется и нередко доминирует на менее иссушаемых, обогащенных мелкоземом участках (*Calamagrostis purpurascens*, мятлики секции *Stenopoa*, *Roegneria pauciflora*, *Elytrigia spicata*, пять видов осок, кроме истинно дерновинного *Carex filifolia*, способны к разрыхлению дерновинок при росте на нестабильном субстрате щебнистых или лёссовых склонов). Очень невелико разнообразие ксерогенных полукустарничков (*Artemisia frigida*, *A. alaskana*, *Alyssum obovatum*; все названные таксоны — виды азиатского происхождения; не прошли через Берингийский мост виды родов *Thymus*, *Dracocephalum*), однако по крайней мере оба вида полукустарничковых полыней доминируют в сериальных сообществах крутых щебнистых и лёссовых склонов. Значительную роль играют вегетативноподвижные травы — корневищные (*Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, *Elytrigia yukonensis*, *Bromus pumpellianus*, *Leymus innovatus*, *Festuca rubra* s. l., 3 последних вида — на менее сухих участках с лугостепной растительностью; *Artemisia laciniatiformis*) и корнеотпрысковые (*Plantago canescens* subsp. *septata*). Наконец, хорошо представлены (особенно на лёссовых склонах) растения-ингредиенты, перечисленные выше в группе викарных таксонов (большинство — дериваты мигрантов из Азии).

Соответственно можно выделить 3 основных структурных типа ксерофитных безлесных сообществ, отличающихся характером экотопов и местом в сукцессионных рядах: 1) полукустарничковые степные полынники (вариант степных тимьянников в смысле Е. М. Лавренко (1954), относящего их к особому типу растительности); крутые, нередко эродированные мелкоземисто-щебнистые или лёссовые склоны; сериальные сообщества, очень бедные по составу; 2) разнотравно(-полынно)-злаковые степи с господством дернистых злаков (*Calamagrostis purpurascens*, *Elytrigia spicata*, *Roegneria pauciflora* и др.) и нередко примесью корневищных (*E. yukonensis*); наиболее продуктивный тип сообществ; приурочен к менее сухим, обогащенным мелкоземом участкам южных склонов; часть подобных сообществ представляет топоэдафический климакс; 3) разнотравно(-полынно-злаково)-осочковые степи (часто с ярусом листоватых и корковых лишайников и *Selaginella sibirica*); доминируют или содоминируют корневищно-кустовые виды осок азиатского происхождения, названные выше, иногда с примесью американских дернистых видов, не менее характерных и для предыдущего типа; травостой намного менее пышный, иногда разреженный; топоэдафический климакс выпуклых, но стабильных щебнистых участков южных склонов. К этому типу близко и описанное с арктической Аляски криофитно-степное сообщество. Конкретные примеры названных типов сообществ будут приведены в другой статье.

Повышенная роль в степях Аляски вегетативноподвижных и полуподвижных форм придает первым облик сериальных сообществ. Однако в основных

районах развития степной растительности на Аляске (долина р. Коппер, среднее течение Юкона, долина Тананы) мы не смогли заметить признаков наступления древесной растительности на степные массивы; [5] тополево-осиновые колки с лугостепным покровом достаточно четко приурочены к лощинам, западинам и уступам южных склонов, а корнеотпрысковые побеги тополя и осины, появляющиеся на степных участках по соседству с колками, обычно недолговечны. Лишь в более узкой долине р. Mosquito Fork и на других участках Юконского плоскогорья, где выпадает больше осадков, а степные колонии обеднены по составу, мы наблюдали прямое наступление ели на остепненные суходольные луга и лугостепи (поселение молодых елочек в зоне полуденной тени материнских деревьев; образование яруса *Arctostaphylos uva-ursi* subsp. *adenotricha* на остепненных прогалинах и т. д.). В остальных случаях осочковые и злаковые степные сообщества, по-видимому, достаточно устойчивы, а доминирование вегетативноподвижных и полуподвижных форм можно объяснить тем, что именно они имели преимущества в расселении через область осушенного Берингийского шельфа. Показательно, что из 9 видов осок, зарегистрированных нами в степных сообществах северо-востока Сибири и Восточной Аляски, все 3 корневищно-кустовых вида смогли пройти через Берингию, но ни один дернистый вид не смог! В число преимуществ вегетативноподвижных (в частности корневищно-кустовых) форм входят способность единичной особи стать основателем колонии, способность длительно существовать при подавленной семенной репродукции, повышенная конкурентная способность, устойчивость на нестабильных субстратах (в том числе на крутых эродируемых склонах, на которых степные растения могли уйти от конкуренции таежных и тундровых комплексов в фазы голоценового потепления и увлажнения климата), наконец, устойчивость к нарушению травостоя перевыпасом и пожарами. В этом смысле имеется определенное структурно-физиономическое сходство между экстразональными степными сообществами Восточной Берингии и зональной короткотравной и северной прерией, где также нередко доминируют корневищно-кустовые травы (см. выше). Для обеих территорий была характерна значительная плотность популяций травоядных копытных в позднем плейстоцене.

Высокая способность целого ряда степных растений Аляски к задернению сухих эродированных южных склонов (в том числе образовавшихся в результате строительства вблизи естественных степных массивов) позволяет рекомендовать их для искусственной рекультивации (revegetation) склонов с уничтоженной естественной растительностью; в первую очередь следует испытать *Calamagrostis purpurascens*, *Elytrigia yukonensis*, *E. spicata*, *Artemisia frigida*. Практикуемый американцами высев вдоль нефтепровода и сопутствующей автотрассы стандартной травосмеси (*Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Phleum pratense* и др.) с одновременным поливом и удобрением дает на крутых сухих склонах отрицательный результат — склоны остаются голыми.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. Б. Новые и малоизвестные овсяницы (*Festuca* L.) Северной Америки. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, № 2, с. 109—118. — *Афонина О. М., Бредкина Л. И., Макарова И. И.* Мхи и лишайники лесостепного ландшафта в среднем течении р. Индигирки.— Нов. сист. низш. раст., 1979, т. 16, с. 175—186. — *Афонина О. М., Бредкина Л. И., Макарова И. И.* Распределение лишайников и мхов в лесостепных ландшафтах в среднем течении р. Индигирки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 66—82. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР, т. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 1—265. — *Лавренко Е. М.* Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. — В кн.: Вопросы ботаники, вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 157—173. — *Мёррей Д. Ф.* Распространение и экология сибирских и берингийских видов растений на территории Аляски и Юкона. — В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Комитет С — География. М., 1979, с. 224—225. — *Юрцев Б. А.* О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 3, с. 317—336. — *Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 11, с. 1566—1578. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географические наблюдения в континентальных таежных районах Восточной Аляски. Сообщение 1. —

---

[5] То же отмечают M. Hoefs с соавторами (1975) для района верховий Юкона, подтверждая вывод сравнением современного распределения степи и леса с таковым по фотографиям, сделанным в начале века.

Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, № 4. — *Batten A. R., Murray D. F., Dawe J. C.* Threatened and endangered plants in selected areas of the BLM Fortymile planning unit, Alaska. Anckorage, 1979. 128 p. — *Franklin J. F., Dyrness C. T.* Vegetation of Oregon & Washington. Portland, 1969. 216 p. — *Hanson H. C.* Characteristics of some grasslands, marsh, and other plant communities in western Alaska. — Ecological Monographs, 1951, vol. 21, p. 317—378. — *Hoefs M., Cowan I., Krajina V. J.* Phytosociological analysis and synthesis of Sheep Mountain, south-west Yukon Territory, Canada. — Syesis, 1975, vol. 8, suppl. 1, p. 125—228. — *Küchler A. W.* Potential natural vegetation of the conterminous United States. N. Y., 1964. 116 p. — *Mack R. N., Thompson J. N.* Evolution in steppe with few large, hooved mammals.— The American Naturalist, 1982, vol. 119, № 6, p. 757—773. — *Murray D. F., Murray B. M., Yurtsev B. A., Howenstein R.* Biogeographic significance of steppe vegetation in subarctic Alaska. — In: Permafrost: Proc. IV Intern. Conference. Washington: Nat. Acad. Press, 1983, p. 883—888. — *Nimis P. L.* Epigaeos lichen synusiae in the Yukon Territory. — Cryptogamie, Bryologie et Lichenologie, 1981a, t. 2, p. 127—151. — *Nimis P. L. Caloplaca tominii* new to North America. — Bryologist, 1981b, vol. 84, p. 222—225. — *Shacklette H. T.* Phytoecology of a greenstone habitat at Eagle, Alaska. — Geol. Surv. Bul., 1966, № 1198-F, p. 1—36. — *Welsh S. L., Rigby J. K.* Botanical and physiographic reconnaissance of northern Yukon. — Brigham Young Univ. Sci. Bul., Biol. Ser., 1971, vol. 14, № 2, 50 p. — *Young S. B.* Is steppe tundra alive and well in Alaska? — In: American Quaternary Association. Abstracts of the 4th biennial meeting. Tempe, 1976, p. 84—88.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 9 VI 1983.

SUMMARY

In some northern-taiga parts of East Alaska, the role of steppe vegetation on south-facing bluffs in landscape formation is quite comparable to that in the upper and middle reaches of the Indigirka R. (Copper R., Yukon R.) and of the Kolyma R. (Tanana R.). The herbaceous associations are made-up of continental xerophytes and mesoxerophytes, with an admixture of xeromesophytes: the steepest slopes are normally dominated by the semi-shrublet *Artemisia frigida*. The Alaskan steppes differ from the Prairies and Great Plains' associations in the total absence of panicoid and andropogonoid grasses and other taxa of tropical origin, and from the inner-Cordilleran dry shrub-grassland, in the very insignificant participation of Cordilleran endemic genera. The steppes are essentially formed by the species either in common with the NE Yakutian steppes, or vicarious to the Yakutian steppe plants. The increased share of vegetatively-mobile taxa in the herb stands of the Alaskan steppes can be attributed to greater migrational abilities of such plants, the northern East Siberia being the main source of the immigration (via the Bering Land Bridge). In the semi-xeric parts of the Interior Alaska, steppe associations represent the topo-edaphical climax of dry south-facing bluffs composed of loesses, sandstones, aleurolits, limestones or greenstones. Three structural types of the steppes, all in common with NE Asia, have been distinguished, dominated by grasses, by bunch-rhizomatous sedges and by the semi-shrublet *Artemisia* species.

УДК 581.9 (235.31)

В. Н. Ухачева, Ю. П. Кожевников

ВЫЯВЛЕНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ПОЯСОВ В ГОРНЫХ РАЙОНАХ (НА ПРИМЕРЕ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА)

V. N. UKHACHEVA, YU. P. KOZHEVNIKOV. THE ESTABLISHMENT OF FLORISTIC BELTS IN MOUNTAIN REGIONS (WITH SPECIAL REFERENCE TO THE SOUTH-WESTERN PART OF PUTORANA PLATEAU)

Предлагается новый подход к выявлению и оценке флористических поясов и границ в горных странах на основе количественных данных. Показаны некоторые перспективы использования полученных материалов для анализа флоры.

Известно, что в горах с увеличением высоты изменяется растительный покров. Однако обычно высотные границы рассматриваются только на уровне растительности. Как правило, поясные схемы строятся на основе ландшафтно-физиономического подхода, при котором высотные пояса устанавливаются по господствующему типу растительности. Естественно, что при этом происходят и определенно направленные флористические изменения, поскольку развитие растительности всегда протекает в неразрывной связи с развитием флоры. Однако до сих пор не имеется реальных сведений (в количественном выражении) о том, как меняется флористический состав в пределах конкретного высотного профиля и насколько «синхронны» эти изменения и изменения в составе растительности.

Нередко предпринимаемые сопоставления высотных поясов растительности по их флористическому составу позволяют выявить лишь самые общие черты изменчивости флоры данного горного района с высотой. Проведению более детального анализа препятствует неуверенность в репрезентативности флористической выборки при таких исследованиях. Указанный ландшафтно-физиономический подход к построению поясных схем имеет определенные несовершенства. Границы высотных поясов устанавливаются визуально. Недостаточно разработаны объем и иерархия поясных таксонов (ярус, ступень, пояс, подпояс, полоса и т. п.). Классификация горной растительности даже на уровне высших таксономических единиц содержит много спорных положений. Это приводит к тому, что для многих горных районов имеется по нескольку поясных схем, различающихся по уровню и числу поясных единиц и высотным отметкам их границ. Естественно, что результаты проводимых флористических сопоставлений могут существенно зависеть от того, какая поясная схема растительности использована. При визуальном определении границ поясов растительности расхождения в 100—200 м обычны. Это может не отразиться на общем характере растительности данного пояса (господствующий тип растительных сообществ остается тем же), но привести к заметному обогащению его флористического состава. Все вышесказанное свидетельствует о том, что для выявления собственно флористических изменений с высотой необходимо абстрагироваться от каких-либо готовых поясных схем. Объективно установить те высоты, где происходят качественные изменения в составе флоры, возможно лишь с использованием статистических методов.

Для определения границ растительных поясов в горных странах (на примере Восточного Памира) был предложен новый подход с использованием количественных данных (Ухачева, 1978, 1982). В качестве основных анализируемых признаков использовали состав растительности и состав флоры. Результаты, полученные при анализе флористического состава на различных систематических уровнях, не только способствовали более объективному установлению поясных границ. Они выявили интересные сугубо флористические закономерности. Это и побудило нас использовать указанный подход непосредственно для анализа флоры горных районов. Район Путораны привлек наше внимание в связи с работой В. Б. Куваева (1980). Она уникальна своим фактическим материалом: для всех видов даны амплитуды высотного распределения. Особенно существенно то, что этот материал собран целенаправленно (высоты определены инструментально) и поэтому пригоден для статистической обработки.

Поскольку для сравнительно-флористических целей широкое понимание вида является предпочтительным, список Куваева, состоящий из 412 наименований (включая 31 подвид), мы существенно сократили. Так, например, вместо 4 видов рода *Deschampsia* мы учли лишь один, так как все они являются подвидами *D. cespitosa* (L.) Beauv. (Цвелев, 1976). За один вид приняты также 3 вида рода *Cerastium*, 3 вида рода *Caltha*, 4 вида рода *Betula*, 4 вида рода *Thymus* и др. Для таких видов высотный диапазон их распространения определялся суммарно по высотам соответствующих «мелких» видов. В список мы не включили виды предполагаемые, но пока не собранные на данной территории, а также рудеральные виды, произрастающие лишь вблизи метеостанции Агата. В результате мы анализировали флору в составе 333 видов, относящихся к 143 родам и 54 семействам. Номенклатура семейств соответствует работе С. К. Черепанова (1981).

По данным Куваева (1980), самые низкие высоты в рассматриваемом районе — 215—220 м,[1] верхняя граница тундрового пояса достигает 1100—1200 м. В списке же видов все высотные отметки выше 1000 м даны обобщенно, поэтому при расчетах мы использовали высотный профиль протяженностью от 200 до 1000 м, разделенный на 8 стометровых ступеней. Методический прием для определения поясных границ был разработан при выявлении поясов растительности на Восточном Памире (Ухачева, 1978). Ниже мы его охарактеризуем применительно к анализу флористических данных.

Суть используемого приема заключается в объективном установлении высотных отметок на профиле, где происходят качественные изменения в составе флоры. Прежде всего возникает вопрос, какие флористические показатели следует использовать при этом? Очевидно, для выявления флористических поясов достаточно сравнения высотных ступеней на видовом уровне, так как известно, что именно видовой состав является важнейшим признаком каждой флоры (Толмачев, 1974). Выявление поясных рубежей на основе родового и семейственного составов будет иметь значение для оценки уровня поясных границ. При сравнении же установленных высотных поясов могут быть использованы многие из показателей, имеющихся в настоящее время в арсенале сравнительной флористики (Шмидт, 1980).

Высотные ступени сравниваются в определенном порядке. В данном случае использован коэффициент сходства Жаккара в модификации Л. И. Малышева (1976), варьирующий в пределах от +1 до —1. Самая нижняя ступень по избранному параметру (например, числу видов) последовательно сравнивается с вышележащими. Для установления первого (нижнего) поясного рубежа нет необходимости сравнивать ее со всеми ступенями. Достаточно обнаружить ту ступень, которая при сравнении с первой будет иметь значение коэффициента, лежащее в зоне различия (т. е. со знаком минус). Так, отрицательный коэффициент получается при сравнении (на видовом уровне) 1-й ступени с 5-й (табл. 1). Таким образом, I пояс охватывает 4 нижние ступени, занимая высотный интервал 200—600 м. Затем уже сравнивается 5-я ступень с вышележащими опять до получения отрицательного значения коэффициента. И так далее. Однако в ряде случаев полезно 1-ю ступень сравнить со всеми вышележащими,

[1] Здесь и далее — над уровнем моря.

так как по изменению абсолютных значений коэффициента в зоне различия можно предположительно определить, сколько еще поясных границ наметится в остальной части высотного профиля.

ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты сходства систематического состава высотных ступеней

Высотная ступень	1 200—300	2 301—400	3 401—500	4 501—600	5 601—700	6 701—800	7 801—900	8 901—1000
				По видам				
1. 200—300	—	+0.62	+0.30	+0.16	—0.07	—0.29	—0.52	—0.72
5. 601—700	—	—	—	—	—	+0.56	—0.03	—0.37
7. 801—900	—	—	—	—	—	—	—	+0.38
8. 901—1000	—0.72	—0.65	—0.59	—0.47	—0.37	—0.23	+0.38	—
6. 701—800	—0.29	—0.18	—0.07	+0.17	+0.56	—	—	—
3. 401—500	+0.30	+0.49	—	—	—	—	—	—
				По родам				
1. 200—300	—	+0.67	+0.45	+0.44	+0.29	+0.07	—0.17	—0.37
7. 801—900	—	—	—	—	—	—	—	+0.53
8. 901—1000	—0.37	—0.29	—0.27	—0.21	—0.12	+0.09	+0.53	—
5. 601—700	+0.29	+0.17	+0.29	+0.69	—	—	—	—
				По семействам				
1. 200—300	—	+0.70	+0.75	+0.60	+0.53	+0.41	+0.04	—0.12
8. 901—1000	—0.12	—0.08	+0.02	+0.09	+0.09	+0.25	+0.43	—
2. 301—400	+0.70	—	—	—	—	—	—	—
Высотные пояса	I				II		III	

Начинать ли указанную процедуру с нижней или верхней ступени, принципиального значения не имеет. При наличии резко выраженных поясных границ результаты совпадут, при более постепенных переходах, вероятно, разница будет не более, чем в одну-две ступени. Так, при сравнении на видовом уровне в обоих случаях верхний поясной рубеж обозначился на 800 м, нижний рубеж получился с разницей в одну ступень: при сравнении «снизу» 4-я ступень попадает в I (нижний) пояс, при сравнении «сверху» — в II (средний) пояс (табл. 1). Вероятно, эту высотную ступень можно считать переходной полосой между данными поясами. Примечательно, что эта переходная полоса представляет собой окраину лесного, а не субгольцового пояса. Однако в большинстве случаев приходится ограничиться только сравнением ступеней «снизу», так как предельные высоты произрастания растений, как правило, бывают изучены недостаточно полно. Это касается и анализируемых нами материалов по юго-западу Путораны. Процедура сравнения «сверху» проделана в основном из методических соображений, а выводы базируются главным образом на материалах, полученных при сравнении «снизу». Можно полагать, что различия, получающиеся при сравнении ступеней «снизу» и «сверху», обусловлены историческими причинами (пульсацией границ поясов в прошлом), однако для твердой уверенности в этом необходимы специальные исследования.

Как показывает табл. 1, при сравнении на видовом уровне поясные границы определились на высотах 600 и 800 м. На этом основании правомерно сделать вывод о наличии в исследованном районе трех самостоятельных поясов, различающихся по составу флоры: I пояс — на высоте 200—600 м, II — 600—800, III — выше 800 м. Количественно и по высотным отметкам границ данные пояса однопорядковы с поясами растительности. Куваев (1980) приводит ряд конкретных поясных схем для отдельных бассейнов (в том числе раздельно для склонов и долин) с использованием особой методики. Во всех случаях они представлены тремя поясами: I — поясом древесной растительности, II — подгольцовых кустарников, III — тундровым.

Граница между I и II поясами приурочена к высотам 595—725, между II и III — 730—820 м. Н. С. Водопьянова (1976), видимо, на основе традиционного ландшафтно-физиономического подхода также выделила на юге Путораны три пояса растительности: I — лесной, II — подгольцовый (субальпийский), III — гольцовый (альпийский). Верхняя граница лесного пояса на западе данной территории проходит на высотах 600—700 м, повышаясь к востоку до 750—800. Гольцовый пояс начинается с высот 750—850 м. Возможно, указанное соответствие флористических поясных границ и границ растительности было бы большим, если б мы имели возможность обработать геоботанический материал по югу Путораны соответственно флористическому так, как это было сделано для Восточного Памира (Ухачева, 1982). Однако в работе Куваева он приведен крайне схематично и не пригоден для количественной обработки.

Необходимо также отметить, что положение верхней границы лесного пояса на конкретных профилях Путораны сильно зависит от ландшафтного окружения (Кожевников, 1981). Так, на склонах, обращенных к большим озерам или в обширные межгорные долины, лес поднимается выше, чем на склонах, обращенных в глубь гор. На склонах северной экспозиции лес поднимается выше, если им противостоят склоны южной экспозиции, являющиеся рефлектором тепла. Таким образом, аналитическое положение верхней границы лесного пояса представляет собой усредненную высоту и вполне возможно, что переходная ступень (500—600 м) отражает как раз локальные колебания верхней границы леса на конкретных профилях, которых в работе Куваева 36.

При сравнении систематического состава высотных ступеней на родовом и семейственном уровнях выявилось лишь по одному поясному рубежу соответственно на высотах 800 и 900 м (табл. 1). Это свидетельствует о неравнозначности поясных рубежей, установленных на видовом уровне, указывая, в частности, на более высокий ранг рубежа между II и III поясами по сравнению с таковым между I и II. Соответственно этому можно полагать, что и сами пояса во флористическом отношении будут также иметь неодинаковый уровень различий. Для его выяснения необходимо в сравнительном порядке как можно полнее и разносторонне охарактеризовать флористические особенности каждого из поясов. К сожалению, материалы, представленные в работе Куваева, позволяют это сделать только в систематическом и отчасти ботанико-географическом отношениях. Необходимо отметить, что и эти данные использованы нами с некоторыми поправками. Наши несогласия с Куваевым относительно систематической принадлежности многих таксонов указывались выше. Имеют место и несогласия в оценке долготного и широтного распространения ряда видов. На наш взгляд, в работе Куваева завышена численность арктических и гипарктических видов и занижена численность бореальных и циркумполярных. Состав и объем принятых нами групп незначительно отличаются от таковых в работе Куваева. Некоторых представителей космополитной, криофильно-степной и неморальной групп, выделенных Куваевым, мы отнесли к бореальной; несколько видов с биполярным распространением — к циркумполярной; горные виды, встречающиеся не только в альпийском поясе, но и значительно ниже, — к монтанной. Подобные допущения в рамках проводимого сравнения оправданы, тем более что касаются суммарно не более двух десятков видов.

В табл. 2 приведены данные, характеризующие систематические особенности поясов и отдельных высотных ступеней. Выявленные отношения чисел видов к числам родов и семейств, а также чисел родов к числам семейств не отражают каких-либо существенных различий между ними. В то же время по флористической насыщенности пояса явно неодинаковы. Тот факт, что нижние пояса гор флористически богаче верхних, известен еще со времен Сноу и Декандоля. Однако, в каких пропорциях идет уменьшение флористического богатства с поднятием вверх в различных горных системах до сих пор еще не выяснено. Имеется лишь указание, что в среднем для гор земного шара разнообразие флоры уменьшается вдвое при подъеме на каждые 400 м (Малышев, 1969). На юго-западе Путораны в I поясе сосредоточено 85% видов, 95% родов и 98% семейств; соответственно во II — 61, 71, 81; в III — 40, 45, 54. Снижение флористической насыщенности идет достаточно ровно первые 6 высотных ступеней и становится особенно заметным при переходе к 7-й ступени, на высоте

800 м. Хотя на уровне семейств различия между поясами лежат в зоне сходства ($K_{I,II}=+0.59$, $K_{I,III}=+0.04$, $K_{II,III}=+0.31$),[2] их значения весьма показательны. В частности, хорошо видно, что I и II пояса более сходны, чем II и III, а сходство между I и III поясами наименьшее. С высотой имеют место заметное увеличение роли представителей семейств *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Saxifragaceae* и некоторое уменьшение роли *Poaceae* и *Ranunculaceae* — семейств, входящих в головную часть флористического спектра района. В наиболее представленных семействах с увеличением высоты происходит значительное уменьшение числа видов (с 25 до 10, с. 22 до 9, с 16 до 9), а число самих семейств уменьшается с 53 до 29 в основном за счет семейств с малым числом видов.

ТАБЛИЦА 2

Систематические особенности высотных ступеней и поясов

Показатель	Р	Высотные ступени								Пояса		
		1	2	3	4	5	6	7	8	I	II	III
Число семейств	54	47	49	43	43	43	40	29	25	53	44	29
Число родов	143	109	113	112	106	97	89	65	50	136	101	65
Число видов	333	212	204	206	199	179	172	125	95	282	202	132
В/С	6.2	4.5	4.2	4.8	4.6	4.2	4.3	4.3	3.8	5.3	4.6	4.6
Р/С	2.6	2.3	2.3	2.6	2.5	2.3	2.2	2.2	2.0	2.6	2.3	2.2
В/Р	2.3	1.9	1.8	1.8	1.9	1.8	1.9	1.9	1.9	2.1	2.0	2.0
Число видов в 10 ведущих семействах												
Cyperaceae	42	25	18	18	17	20	20	13	10	31	22	16
Poaceae	35	22	24	26	19	16	15	12	9	32	17	12
Asteraceae	27	16	15	15	14	14	14	9	9	20	17	10
Salicaceae	19	16	14	11	14	12	12	10	7	19	12	10
Rosaceae	19	14	14	14	12	11	9	5	4	16	12	6
Ranunculaceae	17	12	12	13	13	10	8	5	3	17	10	5
Brassicaceae	16	3	2	4	4	4	7	8	8	8	8	8
Caryophyllaceae	15	6	7	8	10	10	12	11	10	12	12	11
Scrophulariaceae	13	7	6	7	8	7	5	6	5	9	8	7
Ericaceae	10	9	9	9	8	7	7	6	4	10	7	6
Saxifragaceae	10	5	6	7	8	7	8	7	7	8	8	8
Juncaceae	10	5	5	6	6	7	8	6	4	6	9	6
Equisetaceae	7	7	7	7	5	5	4	3	1	7	5	3
Число видов в 10 ведущих родах												
Carex	34	19	13	13	12	14	15	9	7	25	16	11
Salix	19	16	14	11	14	12	12	10	7	19	12	10
Pedicularis	10	4	3	4	5	5	4	5	4	6	6	6
Draba	9	0	0	1	2	1	5	5	5	3	5	5
Saxifraga	9	4	5	6	7	7	8	7	7	7	8	8
Poa	7	5	5	4	3	3	3	4	3	5	3	4
Equisetum	7	7	7	7	5	5	4	3	1	7	5	3
Eriophorum	7	5	4	4	4	5	5	4	3	5	5	5
Ranunculus	7	4	3	4	4	3	3	2	2	7	3	2
Calamagrostis	6	5	5	6	4	3	3	2	0	6	3	2
Potentilla	6	4	4	4	5	4	3	2	2	5	4	3
Festuca	5	3	4	4	4	4	4	3	3	4	5	3
Juncus	5	3	3	3	3	4	3	2	1	3	5	2
Minuartia	5	1	1	2	3	4	5	5	5	3	5	5
Luzula	5	2	2	3	3	3	4	4	3	3	4	4
Elymus	5	5	5	4	2	0	0	0	0	5	0	0
Rubus	5	4	4	5	2	2	2	1	0	5	2	1

Примечание. Здесь и в последующих таблицах Р — весь район; высотные ступени и пояса см. в табл. 1; пропорции флоры: В/С — среднее число видов в семействе, Р/С — среднее число родов в семействе, В/Р — среднее число видов в роде.

[2] Здесь и далее коэффициент сходства *K* везде рассчитывался по указанной выше формуле Жаккара в модификации Малышева. Удобный для подобных сравнений коэффициент ранговой корреляции мы не использовали ввиду трудности ранжирования соответствующих семейств и особенно родов из-за многочисленности таксонов с одинаковым числом видов.

Различия поясов на родовом ($K_{I,II}=+0.31$, $K_{I,III}=-0.16$, $K_{II,III}=+0.25$) и особенно на видовом ($K_{I,II}=+0.06$, $K_{I,III}=-0.43$, $K_{II,III}=+0.08$) уровнях заметнее. Они свидетельствуют о более значительных различиях I и III поясов (и на видовом, и на родовом уровнях K имеет отрицательные значения) и о близком уровне различий II пояса как с I, так и с III.

Еще более выражены различия между поясами при сравнении их видового состава по географическим элементам флоры (широтным и долготным группам). Соответствующие данные приведены в табл. 3. Наиболее заметно (с противоположной тенденцией) с высотой изменяется соотношение бореальных и арктоальпийских видов. Следует отметить, что в целом число бореальных видов существенно (почти в 2 раза) больше числа арктоальпийских видов. На северо-западе Путораны соотношение этих групп обратное.

ТАБЛИЦА 3

Географические элементы флоры высотных ступеней и поясов

Группа видов	Р	Высотные ступени								Пояса		
		1	2	3	4	5	6	7	8	I	II	III
Широтные												
Арктическая (А)	6	1	1	1	3	3	4	3	3	3	4	5
	1.8	0.4	0.6	0.5	1.5	1.7	2.3	2.4	3.2	1.1	2.0	3.8
Гипарктическая (ГА)	35	21	20	23	21	23	21	16	8	29	26	16
	10.5	9.9	9.8	11.2	10.6	12.8	12.2	12.8	8.4	10.3	12.8	12.1
Бореальная (Б)	161	137	123	117	99	64	47	28	15	158	69	26
	48.5	64.6	60.1	56.8	48.2	35.8	27.3	22.4	15.7	56.0	34.2	19.7
Арктоальпийская (АА)	89	30	33	39	51	60	71	66	60	55	71	71
	26.8	14.2	16.2	18.9	25.6	33.5	41.3	52.8	63.2	19.5	35.1	53.8
Гипаркто-монтанная (ГАМ)	34	18	22	20	21	22	22	10	6	30	25	11
	10.0	8.5	10.8	9.7	10.6	12.3	12.8	8.0	6.3	10.6	12.4	8.3
Монтанная (М)	8	5	5	6	7	7	7	2	3	7	7	3
	2.4	2.4	2.5	2.9	3.5	3.9	4.1	1.6	3.2	2.5	3.5	2.3
Долготные												
Циркумполярная	160	112	101	104	103	91	89	63	48	138	99	65
	48.0	52.8	49.5	50.5	51.8	50.8	51.8	50.4	50.5	49.0	49.0	49.3
Евразиатская	80	56	51	51	46	37	32	18	11	72	40	18
	24.0	26.4	25.0	24.8	23.1	20.7	18.6	14.4	11.6	25.5	19.8	13.6
Азиатско-американская	26	10	13	11	12	13	15	14	14	19	17	16
	7.8	4.7	6.4	5.3	6.0	7.3	8.7	11.2	14.7	6.8	8.4	12.1
Азиатская	67	34	39	40	38	38	36	30	22	53	46	33
	20.2	16.1	19.1	19.4	19.1	21.2	20.9	24.0	23.2	18.7	22.8	25.0

Примечание. Первая строка — число видов; вторая — то же в %; число видов, равное 100% в каждом случае, см. в табл. 2.

При малом общем числе арктических видов на юго-западе плато нет смысла говорить о повышении их роли с высотой, однако заметно, что в средней части профиля (II пояс) наблюдается, хотя и незначительное, увеличение роли гипарктических, гипаркто-монтанных и монтанных видов. В плане долготной приуроченности видов также имеются различия подобного рода. При постоянной роли циркумполярных видов в пределах всего высотного профиля с высотой наблюдается снижение численности евразиатских видов и увеличение азиатских и азиатско-американских (т. е. восточных) видов. Такие отношения свидетельствуют о преобладании в прошлом (когда плато было значительно ниже) видов с широким распространением и усилении миграций с востока в период, когда плато стало выше, а верхняя граница лесного пояса снизилась (в связи с окончанием периода климатического оптимума).

Более конкретные данные для исторической интерпретации при анализе флоры горного района может представить изучение соотношений видов при совместном рассмотрении долготных и широтных групп (табл. 4). Так, в I поясе на юге Путораны наиболее многочисленны бореальные циркумполярные

(26.6%), бореальные евразиатские (19.5%) и арктоальпийские циркумполярные (12.7%) виды. Во II поясе преобладают арктоальпийские циркумполярные (22.8%), бореальные циркумполярные (14.9%) и бореальные евразиатские (10.9%) виды. По сравнению и с I, и с III поясами здесь имеет место некоторое увеличение гипаркто-монтанных (как циркумполярных, так и евразиатских) и азиатских монтанных видов. В III поясе при явном преобладании над остальными арктоальпийских циркумполярных видов (32.5%) заметно также участие бореальных циркумполярных (10.6%) и арктоальпийских азиатско-американских (9.8%) видов. В этом поясе наблюдается и некоторое увеличение гипаркто-монтанных азиатских и арктоальпийских азиатских видов.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение широтных и долготных групп в различных поясах (по числу видов в %)

Долготные группы	Пояса, район	Широтные группы					
		А	ГА	Б	АА	ГАМ	М
Циркумполярная	I	0.4	5.3	26.6	12.7	3.9	0
	II	0.5	5.9	14.9	22.8	4.9	0
	III	0.8	3.8	10.6	32.5	1.5	0
	Р	0.6	4.8	23.1	15.9	3.6	0
Евразиатская	I	0	1.8	19.5	1.8	2.5	0
	II	0	3.0	10.9	2.5	3.5	0
	III	0.8	3.8	3.8	3.8	1.5	0
	Р	0.3	1.8	16.8	2.8	2.4	0
Азиатско-американская	I	0.4	0.7	2.1	2.8	0.7	0
	II	0.5	0.5	1.0	5.9	0.5	0
	III	0.8	0.8	0	9.8	0.8	0
	Р	0.3	0.6	1.8	4.5	0.6	0
Азиатская	I	0.4	2.5	7.8	2.1	3.5	2.5
	II	1.0	3.5	7.4	4.0	3.5	3.5
	III	1.5	3.8	5.3	7.5	4.5	2.3

Данные табл. 4 позволяют сделать некоторые выводы об особенностях миграций видов с учетом палеогеографических данных. Последнее оледенение на Путоране носило ограниченный характер. Ледники распределялись преимущественно по долинам, на выходе которых из гор они оставили морены. Совокупность сведений об этом периоде не позволяет предполагать, что на Путоране присутствовали бореальные виды, но арктоальпийские виды, по-видимому, были многочисленны. Их весьма значительное участие во флоре I пояса можно расценивать (по крайней мере отчасти) как наследие периода последнего оледенения (тем более что это — в основном циркумполярные виды). В азиатско-американской группе также преобладают арктоальпийцы, играя наибольшую роль в III поясе. Все эти виды по происхождению азиатские. Их миграцию на Путорану следует связывать со временем преобладания безлесных ландшафтов в северной Азии, т. е. с периодом последнего оледенения. Тогда же они мигрировали и в Северную Америку через Берингию. Как показывают данные табл. 3, азиатско-американские виды равномерно распределены по поясам, что говорит об относительной древности их миграции. Примечательно, что во флоре имеются и бореальные виды с американской частью ареала, причем отсутствующие в III поясе. Их миграция на Путорану могла произойти не в одно время с миграцией в Северную Америку.

Бóльшая часть бореальных видов появилась на Путоране в период климатического оптимума в голоцене, когда леса значительно продвинулись к северу, а в горах — вверх. Они сильно потеснили арктоальпийцев. Среди бореальных видов после циркумполярной группы стоит евразиатская, которая превышает азиатскую и азиатско-американскую (вместе взятых) в 2 раза. Таким образом, в это время преобладали миграции с запада. Вероятно, к этому же периоду относится миграция на Путорану монтанных видов, которые все — азиатские,

не выходящие в Арктику. С окончанием климатического оптимума и снижением верхней границы леса активизировались арктоальпийские, гипаркто-монтанные и гипарктические виды, часто выступающие в роли доминирующих. Наоборот, многие бореальные виды стали сравнительно редки, а некоторые, вероятно, исчезли на юго-западе Путораны, судя по тому, что редко обнаруживаются на северо-западе плато (*Cotoneaster niger* var. *pauciflorus*, *Erysimum altaicum* и др.).

Сравнение поясов по систематическому составу и географическим элементам флоры показывает явное различие I и III поясов и переходный характер флоры II пояса. Видимо, здесь мы можем говорить о равноправном существовании двух флор — бореальной и арктоальпийской. Хотя флора II пояса носит явно переходный характер, все-таки высотный интервал 600—800 м выявился в ранге пояса. Если б он был просто переходной зоной (полосой) между I и III поясами и состоял только из «смеси» видов этих поясов, тогда бы мы имели иную картину расчетов в табл. 1. В этом случае при сравнении 1-й ступени с 5-й и 6-й значения коэффициента были бы близки к нулю. Если 5-я ступень близка к этому, то 6-я имеет существенные отличия как от 1-й, так и от 7-й ступеней. Конечно, II пояс по сравнению с I и III обладает значительно меньшим своеобразием во флористическом отношении, но некоторое число видов, приуроченных в своем распространении к средней части высотного профиля, имеется. За их счет этот высотный интервал и выявился в ранге пояса, а не переходной зоны или полосы. Небезынтересно, как указывалось выше, что эти немногие приуроченные к среднему поясу виды относятся к определенным элементам флоры.

Приведенные материалы показывают, что в пределах юго-запада Путораны нет оснований для флористического объединения подгольцового пояса с гольцовым в некую общность, известную под названием «высокогорья». Сопоставление поясных рубежей, выявленных на различных систематических уровнях, в большей мере свидетельствует в пользу близости подгольцового пояса к лесному. Однако среди ботаников, работающих с флорой и растительностью выше верхней границы леса, подобный подход чрезвычайно распространен. Вероятно, этому во многом способствовали обобщающие работы К. В. Станюковича (1960, 1973), где априорно верхней границе леса отводится роль важнейшего ботанико-географического рубежа в горных странах. Кстати, с таких позиций проводили флористический анализ и авторы «Флоры Путорана» (1976).

В этом плане большой интерес представляют соображения А. И. Толмачева (1974) относительно того, что в различных горных системах должен быть дифференцированный подход к оценке даже однопорядковых поясов и поясных границ. Он показал, что в ряде случаев при анализе флоры действительно целесообразнее рассматривать в качестве единого комплекса флоры всех высотных ступеней, расположенных выше предела распространения древесной растительности (например, высокогорные флоры Средней Европы и Дальнего Востока). Как противоположный пример Толмачев приводит Гиссаро-Зеравшанскую горную страну. Здесь очень резко выражен рубеж между флорами альпийского и субальпийского поясов, и поэтому более правильно обособленное рассмотрение альпийской флоры. Флору же субальпийского пояса весьма трудно отчленить от флоры нижележащего пояса древесно-кустарниковой растительности. Близкие результаты получены по Восточному Памиру (Ухачева, 1982). Здесь установлено 3 пояса, различающихся как по составу флоры, так и по составу растительности: альпийский, субальпийский и пустынно-степной. Наиболее значимым оказался также поясной рубеж между альпийским и субальпийским поясами. По сравнению с Путораной субальпийский пояс там имеет бо́льшую протяженность (400 м против 200) и значительно больший уровень флористического различия с обоими соседними поясами. Последнее, вероятно, зависит не только от зонального и регионального положения горной системы и степени ее вертикальной дифференциации. Большой «вклад» сюда внесла история развития соответствующих ландшафтов за последние два тысячелетия и особенно в периоды малого климатического оптимума (VIII—XII вв.) и малого ледникового периода (XIII—XIX вв.), когда поясные границы неоднократно меняли свое положение. Известно, что эти климатические изменения проявились почти во всех горных системах северного полушария, имея определенные общие тенденции и региональные отклонения (Максимов, 1972).

Приведенные выше материалы показывают, что целенаправленное изучение изменчивости флористического состава с высотой крайне необходимо при анализе флор горных районов. Особенно важны при этом выявление и оценка флористических высотных поясов и границ (рубежей) между ними. Ввиду того, что нижние высотные пояса обычно отличаются от верхних более высокой флористической насыщенностью, анализ флоры горного района в целом в значительной мере отражает особенности нижних поясов, затушевывая таковые верхних. Сравнение флор горных районов по соответствующим высотным флористическим поясам даст более объективные результаты. Это необходимо учитывать при сравнении флор горных районов, характеризующихся различным диапазоном высотного профиля, когда в одном из них могут отсутствовать флористические пояса, присутствующие в другом. Например, на Западном Памире растения встречаются в диапазоне высот от 1700 до 5000, на Восточном Памире — только от 3700 до 5000 м. Естественно, что анализ флор этих районов в целом, не учитывая разницы высотного профиля в 2000 м, приходящейся к тому же на нижние, более флористически насыщенные высотные ступени, заведомо увеличит степень их флористического различия.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. Растительность Путорана. — В кн.: Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976, с. 11—31. — *Кожевников Ю. П.* Эколого-флористические исследования на р. р. Индигирке и Колыме и на северо-западе плато Путорана. Л.: ГО СССР. Деп. в ВИНИТИ. Ч. 1, № 5275-81, ч. 2, № 5657-81 14 декабря 1981 Деп. — *Куваев В. Б.* Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука, 1980. 262 с. — *Максимов Е. В.* Проблемы оледенения и ритмы в природе. Л.: Наука, 1972. 296 с. — *Малышев Л. И.* Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 8, с. 1137—1147. — *Малышев Л. И.* Количественная характеристика флоры Путорана. — В кн.: Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976, с. 163—186. — *Станюкович К. В.* Растительность высокогорий СССР, ч. 1. Душанбе, 1960. 170 с. (АН ТаджССР: Тр. Совета по изучению производ. сил республики, т. 1) — *Станюкович К. В.* Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш, 1973. 412 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Ухачева В. Н.* К выявлению поясных рубежей в горных странах. — Изв. ВГО, 1978, т. 110, № 1, с. 65—68. — *Ухачева В. Н.* Количественный подход к определению границ поясных экосистем (на примере Восточного Памира). — В кн.: Пространственная структура экосистем. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, с. 65—74. — *Флора* Путорана. Новосибирск: Наука, 1976. 243 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд. ЛГУ, 1980. 176 с.

Ленинградский государственный университет
им. А. А. Жданова
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 V 1983.

SUMMARY

A new approach to the establishment of floristic belts in the mountainous countries is proposed. Belt boundaries have been determined using the analysis of floral composition at different altitudes with the inclusion of quantitative evidence. In the south-west of Putorana Plateau three separate belts, differing in the composition of flora, have been established, at the altitudes of 200—600, 600—800 and above 800 metres. They are of the same order as vegetation belts, which is proved by the analysis of their specific composition and by the comparison of belt limits, revealed at different levels of systematic composition. The analysis of flora in the mountain region by separate belts has been shown to be very promising, particularly regarding the evaluation of the migration routes.

УДК 582.572.2

В. С. Чупов

ПОЛОЖЕНИЕ *LILIACEAE* S. STR. (ПОДСЕМЕЙСТВО *LILIOIDEAE* СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE* S. L.) В СИСТЕМЕ. СЕРОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

V. S. CHUPOV. SYSTEMATIC POSITION OF THE *LILIACEAE* S. STR. (SUBFAMILY *LILIOIDEAE* OF THE FAMILY *LILIACEAE* S. L.). SEROLOGICAL INVESTIGATION

Проведено серотаксономическое исследование группы семейств однодольных растений. Данные, полученные при изучении белков пыльцы, подтверждают выводы предыдущей работы, выполненной на белках семян, о значительной удаленности подсем. *Lilioideae* от остальных родов, обычно объединяемых в сем. *Liliaceae* s. l. Вероятно, *Liliaceae* s. str. так же далеко от них, как *Arecaceae*. Результаты работы представлены в виде филогенетической схемы.

Положение и родственные связи подсем. *Lilioideae* сем. *Liliaceae* не раз привлекали внимание исследователей. В последнее время наметилась тенденция к повышению ранга этого таксона до уровня семейства и к перенесению ранее считавшихся близкими к нему родов в другие подпорядки и даже порядки (Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Тахтаджян, 1982; Dahlgren, 1980).

В результате сравнительного иммуноэлектрофоретического исследования белков семян лилейных было обнаружено, что представители подсем. *Lilioideae* очень далеки от остальных родов, обычно объединяемых в сем. *Liliaceae* (Чупов, Кутявина, 1978, 1981а, б). На филогенетической схеме, построенной нами на основе серологических данных, группа родов подсем. *Lilioideae* была поставлена отдельно и связь их с другими подсемействами осталась невыявленной (Чупов, Кутявина, 1980).

Ранее (Чупов, 1978) было показано, что сравнительно-серологическое исследование белков пыльцы может оказаться полезным при работе с таксонами рангом выше семейства.

Материал и методика

Свежая пыльца большинства исследованных видов была собрана с растений, культивируемых в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Пыльца *Beschorneria yuccoides* и *Chamerops humilis* была доставлена из Батумского ботанического сада самолетом и обработана на следующий день после сбора. Качество собранной пыльцы контролировали под микроскопом. Деформированные или плохо выполненные зерна встречались в количестве до 10% в пыльце *Beschorneria yuccoides* и *Erythronium dens-canis*.

По сравнению с предыдущей работой (Чупов, 1978) в методику обработки пыльцы были внесены некоторые изменения. Пыльцу разрушали в пестиковом гомогенизаторе при температуре около 0° С в забуференном фосфатным буфером до pH 6.8 физиологическом растворе с защитной добавкой сахарозы 100 мг/мл. Полученный гомогенат центрифугировали 20 мин при 16 000 g. В предыдущей работе белки очищали путем высаливания из надосадочной жидкости прибавлением сначала насыщенного раствора, а затем кристаллического $(NH_4)_2SO_4$ до полного насыщения. Осадок отмывали и растворяли в свежей порции буферного раствора. Хотя работы вели на холоде, значительная часть белка денатурировала и терялась. Видимо поэтому полученные антисыворотки в гомологич-

ной реакции давали небольшое число полос (6—8). В настоящей работе мы отказались от методики высаливания. Как иммунизацию, так и последующие исследования проводили с раствором порошков лиофильно высушенной надосадочной жидкости. При иммунизации этим порошком число полос в гомологичных реакциях достигало 16—20.

Применяемая методика, вероятно, также не является оптимальной, так как быстро вращающийся пестик может вызвать значительные потери белка. Очевидно, разрушение пыльцы при температуре жидкого азота было бы предпочтительнее. К сожалению, мы не имели такой возможности.

Антисыворотки получали за один цикл иммунизации по следующей схеме: 10 мг белка в 1 мл физиологического раствора смешивали с 1 мл полного адъюванта Фрейнда и вводили поровну в мышцы обеих задних конечностей кроликов. После 10-дневного перерыва следовала серия из четырех внутривенных инъекций по 5 мг белка в 2 мл физиологического раствора. Интервал между инъекциями — 3 дня. Через 10 дней после окончания серии уколов проводили полный отбор крови под намбуталовым наркозом.

Полученную сыворотку лиофильно высушивали и хранили в вакуум-эксикаторе над силикагелем при температуре 5—7 °С. Реакции иммуноэлектрофореза проводили по обычной методике. Концентрация белка в пробе составляла 50 мг/мл.

Истощение антисывороток проводили добавлением раствора истощающего антигена в раствор антисыворотки. Смесь инкубировали 2 ч при комнатной температуре и около 20 ч в холодильнике при 5—7°, после чего центрифугировали 20 мин при 16 000 g, и надосадочную жидкость использовали в эксперименте.

Результаты исследования

В связи с поставленной целью — найти новые независимые данные для построения филогенетической схемы однодольных — важно было выяснить, не содержит ли пыльца растений белки, характерные для их семян. В литературе имеются некоторые данные, говорящие о довольно высокой органоспецифичности семенных белков при их сравнении с белками тканей вегетативных органов. И. П. Гаврилюк (1974) исследовала иммунологическим методом запасные белки семян гороха (сорт Победитель Г-33). Главные компоненты запасных глобулинов содержались только в семядолях и не были обнаружены ни в зародышах, ни в белковых экстрактах вегетативных органов. Из 8 компонентов альбуминов «почти все оказались специфичными для семядолей и зародышей семян, два из них были обнаружены в белках других (вегетативных. — *В. Ч.*) органов (Гаврилюк, 1974 : 274). При прорастании белковая специфичность семян уменьшается, но и у трехдневных проростков семядоли (горох сорта Астраханский местный) остаются наиболее специфичными по белковому составу органами (Марданов и др., 1975); данные же по сравнению антигенного состава семян и пыльцы нам не известны.

ТАБЛИЦА 1

Число полос в реакциях антисывороток, полученных к белкам пыльцы, с белками пыльцы и семян тех же видов

Вид	Белки пыльцы	Белки семян
Magnolia grandiflora L.	12	3
Weigela floribunda (Siebold et Zucc.) C. Koch	10	cc[1]
Helianthus annuus L.	7	0
Lilium regale Wils.	16	3
Chamaerops humilis L.	21	0
Festuca pratensis Huds.	9	0

[1] В табл. 1—3 буквы c означают количество весьма слабых, нечетких полос.

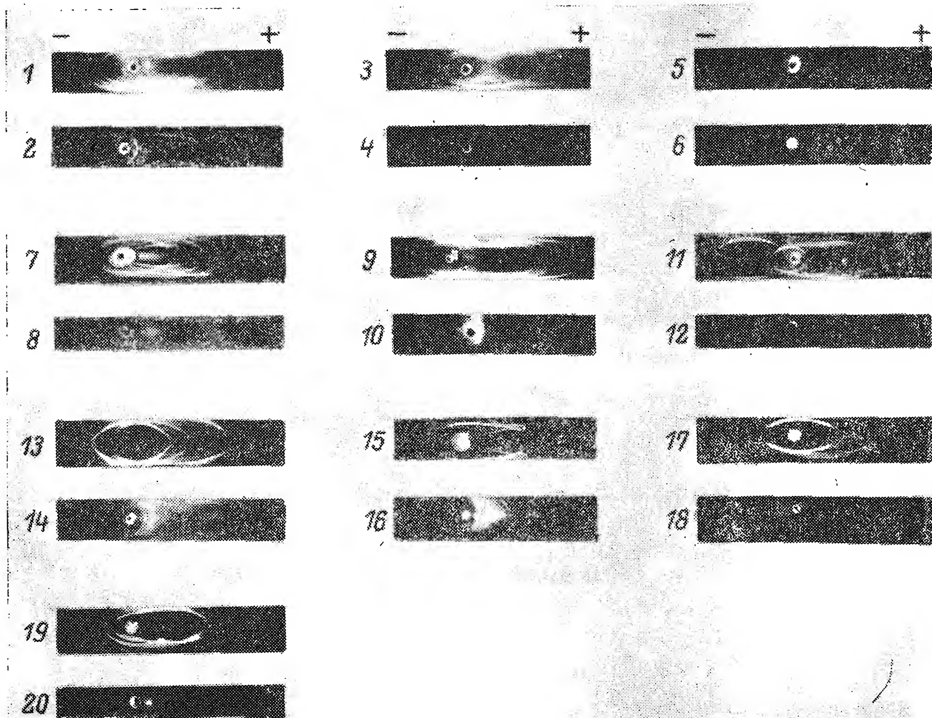


Рис. 1. Примеры иммуноэлектрофоретических реакций антисывороток (*1—12*), полученных к белкам пыльцы, с белками пыльцы (нечетные номера) и белками семян (четные номера) тех же видов сывороток (*13—20*), полученных к белкам семян, с белками семян (нечетные номера) и белками пыльцы (четные номера) тех же видов.

1, 2 — Magnolia grandiflora; 3, 4 — Weigela floribunda; 5, 6 — Helianthus annuus; 7, 8 — Lilium regale; 9, 10— Chamaerops humilis; 11, 12 — Festuca pratensis; 13, 14 — Lilium monadelphum; 15, 16 — Hemerocallis middendorfii; 17, 18 — Phormium colensoi; 19, 20 — Hosta ventricosa.

В нашем распоряжении был ряд антисывороток, полученных к белкам пыльцы и семян различных видов. Были поставлены реакции антисывороток, полученных к белкам пыльцы, с белками семян тех же видов и между антисыворотками к белкам семян с белками пыльцы. Из-за отсутствия семян *Beschorneria yuccoides* мы не смогли поставить соответствующий опыт с белками этого вида, но зато работа была несколько расширена за счет исследования соответствующих реакций у некоторых двудольных.

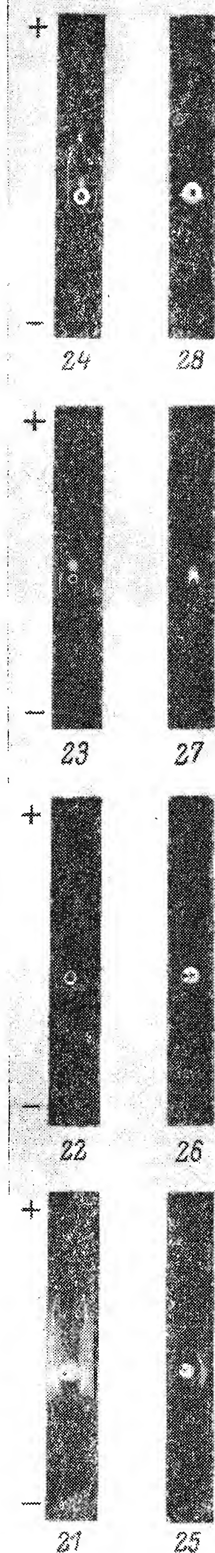
Результаты сравнения антигенного состава пыльцы и семян представлены в табл. 1 и 2 и на рис. 1, *1—20*. В таблицах указывается число четких, хорошо выраженных дуг, соответствующее числу выявляемых данной антисывороткой индивидуальных белков или белковых фракций.

Как видно из приведенных результатов (табл. 1, рис. 1, *1—12*), в реакции антисыворотки, полученной с белками пыльцы, с белками семян *Magnolia grandiflora* выявляются три весьма интенсивные дуги преципетации. В белках семян *Lilium regale* обнаруживаются три четкие, но более слабые дуги. В остальных случаях реакции отсутствуют или вызывают образование очень слабых, нечетких полос. Возможно, они являются артефактами или вызваны наличием генетически родственных, но не идентичных белков.

В реакциях антисывороток, полученных к белкам семян, с белками пыльцы *Lilium monadelphum* также образуются три четкие, но значительно более слабые, чем в реакции с белками семян, дуги. Одна не очень четко выраженная с размытыми передним и задним фронтами дуга выявляется в реакциях с белками семян *Phormium colensoi*. Следовые количества преципетата обнаруживаются также в реакциях с белками *Hemerocallis middendorfii* и *Phormium* (табл. 2, рис. 1, *13—20*).

Рис. 2. Примеры реакций истощенной и неистощенной антисыворотки к белкам пыльцы *Beschorneria yuccoides* с белками пыльцы разных видов.

21—24 — неистощенная антисыворотка, *25—28* — истощенная белками пыльцы *Lilium regale; 21—25* — белки пыльцы *Beschorneria yuccoides*; *22, 26* — *Paradisea liliastrum*; *23, 27* — *Hippeastrum* sp.; *24, 28* — *Lilium regale.*



Анализ обоих вариантов реакции показывает, что небольшое количество (не больше 3) идентичных белков в семенах и пыльце встречается у достаточно примитивных таксонов *Magnolia* и *Lilium* и занимающих промежуточное положение *Hemerocallis* и *Phormium.* У более продвинутых родов это явление отсутствует. Возможно, наличие некоторого количества одинаковых белков в пыльце и семенах у представителей примитивных таксонов имеет определенное филогенетическое или систематическое значение. Этот вопрос требует специального исследования.

Для целей настоящей работы важно отметить, что у большинства рассмотренных нами родов однодольных имеющиеся антисыворотки среди белков пыльцы либо вовсе не обнаруживают белков семян, либо выявляют их в очень небольших количествах. Это позволяет нам быть уверенными в том, что сравнительно-серологическое исследование белков пыльцы в данном участке системы однодольных может дать новые, не зависимые от такого же исследования белков семян результаты.

Разрешающая способность антисывороток, т. е. их способность выделять отдельные группы родства, в определенной степени зависит от их концентраций. При очень высоких концентрациях раствора порошка антисыворотки (35%) во всех вариантах гетерологических реакций можно было насчитать, учитывая и очень слабые, примерно одинаковое число полос: 14—15 у сыворотки *Beschorneria yuccoides*, 13—14 — у *Chamaerops humilis* и 11—12 — у *Lilium regale.* Удовлетворительные по разрешающей способности результаты были получены при работе с 7%- и 14%-ными растворами антисывороток. Опыты с ними ставили параллельно, и результаты оказались сходными.

Выравнивание числа полос при повышении концентрации антисывороток может быть указанием на то, что набор антигенных белков у всех изучаемых видов очень сходен. Этот вывод подтверждают и данные опытов с истощением антисывороток.

Были поставлены два варианта таких опытов. В первом к раствору антисыворотки *Beschorneria yuccoides* добавляли гетерологичный антиген в количестве, достаточном для исчезновения реакции с ним истощаемой антисыворотки. Во втором варианте проводили сверхистощение. Для этого к антисыворотке добавляли впятеро большее количество истощающего антигена. Истощение антисыворотки проводили белками пыльцы *Lilium regale*, *Chamaerops humilis* и *Paradisea liliastrum.*

В первом варианте по 10 мг белка *L. regale* и *C. humilis* и 5 мг белка *P. liliastrum*, растворенных в 0.6 мл физиологического раствора, смешивали с 0.6 мл 14%-ного лиофилизированного порошка антисыворотки. При истощении

ТАБЛИЦА 2

Число полос в реакциях антисывороток, полученных к белкам семян, с белками семян и пыльцы тех же видов

Вид	Белки семян	Белки пыльцы
Lilium monadelphum Bieb.	6	3
Hemerocallis middendorfii Trautv. et Mey.	4	cc
Phormium colensoi Hook.	3	1, c
Hosta ventricosa Stearn	3	0

антисыворотки белками *Chamaerops humilis* оставалась не до конца истощенной одна полоса.

Данные по истощению антисывороток приведены в табл. 3 и на рис. 2, *21—28*.

Обычно результаты истощения трактуются следующим образом: чем сильнее белки данного вида истощают антисыворотку, тем этот вид ближе к виду (реперному), на белки которого вырабатывалась антисыворотка, чем больше полос проявляется в реакции с истощенной антисывороткой, тем дальше сравниваемый вид от вида, белками которого производили истощение, и тем ближе он к реперному виду.

ТАБЛИЦА 3

Число полос в реакциях антисыворотки, полученной к белкам пыльцы *Beschorneria yuccoides*, истощенной белками пыльцы *Lilium regale*, *Chamaerops humilis* и *Paradisea liliastrum*, с белками пыльцы

Вид	Истощение белками			Сверхистощение белками		
	Lilium regale	*Chamaerops humilis*	*Paradisea liliastrum*	*Lilium regale*	*Chamaerops humilis*	*Paradisea liliastrum*
Beschorneria yuccoides	7	6	6	4	4—5	1—2
Paradisea liliastrum	2—3	2—3	0	0	2	0
Crocus speciosus	0	2	0	0	0	0
Hippeastrum sp. cult. hort.	2	2	1	0	c	1
Chamaerops humilis	1	1	2	0	0	0
Lilium regale	0	1—2	1	0	c	0

Наш материал не дает оснований для выводов подобного характера. В наших опытах при истощении антисывороток сохраняется слишком малое число полос. Эти результаты говорят о том, что состав антигенных белков пыльцы сравниваемых видов, по-видимому, почти идентичен. Так после истощения белками даже самого удаленного от *Beschorneria yuccoides* вида *Lilium regale* истощенная антисыворотка дает с белками исследованных представителей однодольных от 0 до 3 полос. И только в гомологичной реакции обнаруживается 7 полос. Но и это число сокращается до 4—5 при более сильном истощении.

Таким образом, разница не только в интенсивности, но и в числе полос, получаемая в реакциях неистощенных антисывороток с белками изученных видов (табл. 4), объясняется не отсутствием у них гомологичных белков, а их частичным иммунологическим несоответствием, возникшим в процессе дивергентного развития таксонов. Это, по нашему мнению, более важный филогенетический показатель, чем просто незначительное различие в составе белков у сравниваемых видов.

В табл. 4 и на рис. 3, *29—65* представлены результаты иммуноэлектрофоретических реакций антисывороток, полученных к белкам пыльцы видов родов *Beschorneria*, *Chamaerops*, *Lilium* и *Festuca*, с белками пыльцы ряда представителей класса однодольных. Оценка интенсивности полос дана в балльной системе. Непрозрачная полоса оценивается в 5 баллов, прозрачная, но хорошо выраженная полоса — в 3 балла и очень слабая — в 1 балл. Запись 3×5+2×3+3×1 означает, что в реакции проявляются три полосы интенсивностью

ТАБЛИЦА 4

Число, интенсивность полос и общая оценка иммуноэлектрофоретических реакций белков пыльцы исследуемых видов с неистощенными антисыворотками

Группа	Белки пыльцы	Антисыворотки к белкам пыльцы							
		Beschorneria yuccoides	суммарная оценка	*Chamaerops humilis*	суммарная оценка	*Lilium regale*	суммарная оценка	*Festuca pratensis*	суммарная оценка
V	*Beschorneria yuccoides* Kunth	6×5+12×3	66	3×5+ 5×3+3×1	33	1×5 +4×1	9	1×5+1×3+2×1	10
	Hosta ventricosa Stearn	5×5+8×3+1×1	50	1×5+ 4×3+4×1	21	—	—	1×5	5
IV	*Paradisea liliastrum* Bert.	4×5+6×3	38	3×5+ 7×3	36	3×3+2×1	11	1×3+1×1	4
	Hippeastrum sp. cult. hort.	1×5+8×3+2×1	31	1×5+ 7×3+3×1	29	2×3+3×1	9	2×3	6
	Narcissus sp. cult. hort.	1×5+8×3+2×1	31	1×5+ 7×3	26	2×3+7×1	13	1×5+1×3	8
	Crocus speciosus Aitch.	1×5+10×3+2×1	37	3×5+10×3	45	2×3+5×1	11	1×5+1×3	8
	Iris pseudacorus L.	1×5+10×3+2×1	37	1×5+ 7×3+3×1	29	3×3+3×1	12	2×3	6
	Phormium tenax Forst.	1×5+ 9×3+2×1	34	2×5+ 7×3+1×1	32	3×3+2×1	11	1×5+1×3	8
	Hemerocallis lilio—asphodelus L.	2×5+ 6×3+1×1	29	2×5+ 5×3+2×1	27	3×3+3×1	12	2×3	6
III	*Chamaerops humilis* L.	1×5+ 6×3+4×1	27	7×5+10×3+2×1	67	2×3+3×1	9	1×5+1×3	8
II	*Lilium regale* Wils.	1×5+ 6×3	23	2×5+ 7×3+1×1	32	4×5+8×3+4×1	48	2×5+ 1×1	11
	Erythronium dens-canis L.	1×5+ 1×3+6×1	14	2×5+ 4×3+2×1	24	8×3	24	2×5+1×3+1×1	14
	Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.	2×5+ 1×3+7×1	20	2×5+ 7×3+2×1	33	9×3	27	2×5+1×3+2×1	15
I	*Festuca pratensis* Huds.	3×3+3×1	12	6×3+1×1	19	2×1	2	1×5+7×3+1×1	27

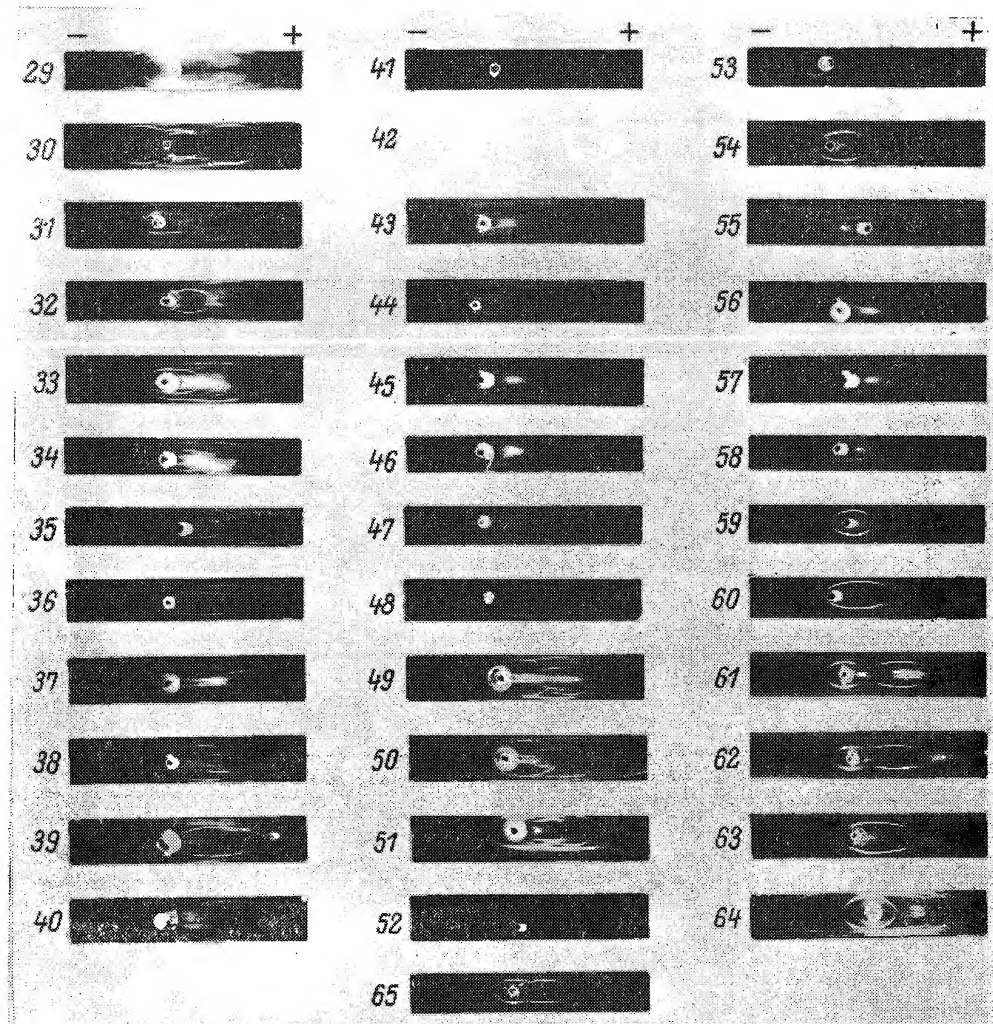


Рис. 3. Примеры иммуноэлектрофоретических реакций антисывороток, полученных к белкам пыльцы *Beschorneria yuccoides* (*29—40*), *Lilium regale* (*41—52*), *Festuca pratensis* (*53—65*), с белками пыльцы исследованных видов.

29, *41*, *53* — *Beschorneria yuccoides*; *30*, *42*, *54* — *Hosta ventricosa*; *31*, *43*, *55* — *Paradisea liliastrum*; *32*, *44*, *56* — *Hippeastrum* sp. cult. hort.; *33*, *45*, *57* — *Narcissus* sp. cult. hort.; *34*, *46*, *58* — *Iris pseudacorus*; *35*, *47*, *59* — *Phormium tenax*; *36*, *48*, *60* — *Chamaerops humilis*; *37*, *49*, *61* — *Erythronium dens-canis*; *38*, *50*, *62* — *Gagea lutea*; *39*, *51*, *63* — *Lilium regale*; *40*, *52*, *64* — *Festuca pratensis*; *65* — то же, что *63*, но при концентрации белка в пробе, вдвое меньшей, чем стандартная; более четко видно наличие двух полос.

в 5, две — интенсивностью в 3 и три — интенсивностью в 1 балл. В отдельной колонке приводится суммарная оценка реакции. Повторность этих опытов, учитывая использование антисывороток двух концентраций, была 4—5-кратной.

По результатам реакций белков пыльцы с антисывороткой на белки *Beschorneria yuccoides* можно выделить несколько степеней серологической общности. Наименьшее оценочное значение имеет реакция с белками *Festuca pratensis* — 12. Следующую группу составляют представители родов *Lilium*, *Gagea*, *Erythronium* — 23, 20, 14 соответственно. Не обсуждая пока реакции белков *Chamaerops humilis*, отметим следующую совокупность таксонов: *Hemerocallis*, *Phormium*, *Iris*, *Crocus*, *Narcissus*, *Hippeastrum*, *Paradisea* с оценками от 29 до 38 и, наконец, ближайших родственников — *Hosta* и *Beschorneria* — оценка 50 и 66. Проверка по критерию Стьюдента показывает, что разность между представителями второй и четвертой групп достоверна по третьему, самому высокому уровню значимости: $t_d = t_{st3} = 5$.

Оценка реакции белков *Chamaerops humilis* — промежуточная между этими двумя группами. Статистически она достоверно не отличается от реакции белков группы *Lilium—Gagea—Erythronium*: $t_d = 3 < t_{st1} = 4.3$. Этот результат, ко-

нечно, не указывает на близость пальм и лилий, а является следствием малой выборки в обеих группах. Отличие реакции белков пальмы от реакций представителей группы *Hemerocallis—Hippeastrum* достоверно по второму уровню значимости: $t_{st2}=4 < t_d=4.3 < t_{st3}=6.9$.

Анализ данных, полученных в реакциях антисыворотки *Beschorneria yuccoides* с белками пыльцы сравниваемых таксонов, подтверждает заключение, сделанное ранее при сравнительно-серологическом исследовании белков семян (Чупов, Кутявина, 1980), о значительной удаленности *Liliaceae* s. str. от остальных родов, обычно объединяемых в это семейство.

Антисыворотка на белки пыльцы *Chamaerops humilis* среди исследованных таксонов не выделяет какой-либо систематической группы. Высокое значение оценки реакции с белками рода *Crocus* (45 баллов) приходится рассматривать как случайный, выпадающий результат. Уже оценка реакции этой антисыворотки с белками пыльцы рода *Iris* имеет значение 29 баллов, которое не превышает общего среднего фона.

Антисыворотка к белкам пыльцы рода *Lilium* хорошо выделяет только представителей *Liliaceae* s. str. — роды *Lilium*, *Gagea*, *Erythronium*. Данные по роду *Gagea* особенно важны, так как, несмотря на детальные морфологические и эмбриологические исследования (Buxbaum, 1937; Schnarf, 1938, 1948; Петрова, 1977), дискуссия о месте этого рода в системе продолжается.

Данные по антисывороткам, полученным к белкам пыльцы *Chamaerops* и

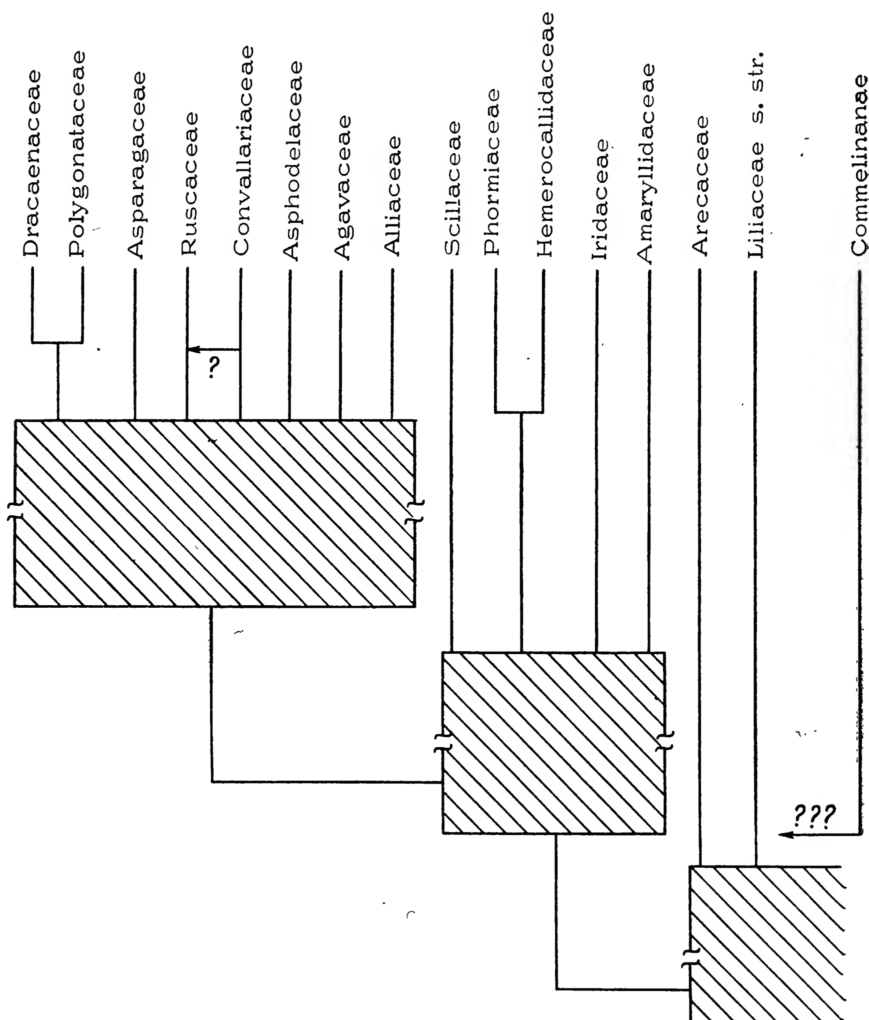


Схема филогенетических отношений некоторых семейств однодольных, по Чупову и Кутявиной (1980) с дополнениями по данным настоящей работы.

Lilium, подтверждают мнение о том, что пальмы и лилейные в узком смысле представляют собой достаточно изолированные группы, не имеющие близкого родства с какими-либо из исследованных родов однодольных.

Антисыворотка к белкам пыльцы рода *Lilium* дает весьма слабую реакцию с белками пыльцы *Festuca pratensis*. Но в обратной реакции антисыворотка к белкам пыльцы *Festuca pratensis* выделяет среди исследованного материала представителей семейства лилейных в узком смысле — роды *Lilium*, *Gagea* и *Erythronium*. Повышение оценочного балла реакции происходит за счет одной лишней по сравнению с другими группами достаточно интенсивной полосы. На рис. 3, *55* обе полосы почти слиты, но их раздельность хорошо выявляется на рис. 3, *57*. Бо́льшая четкость получена за счет уменьшения в 2 раза концентрации антигена. Конечно, разница в реакциях антисыворотки *Festuca pratensis* с белками пыльцы представителей *Liliaceae* и других групп не очень значительна, но все же она может указывать на некоторую, хотя несомненно и очень отдаленную связь *Poaceae*, а вернее всей достаточно хорошо выстроенной филы *Commelinanae* (Тахтаджян, 1966) с семейством *Liliaceae* s. str. или с его близкими предками.

На основании данных настоящей работы мы можем дополнить опубликованную ранее (Чупов, Кутявина, 1980) схему филогенетических отношений в классе однодольных (см. схему). Подразделение и взаимосвязь таксонов в филе *Dracaenaceae—Amaryllidaceae*, выступающей при иммунологическом анализе белков пыльцы как единое целое, приводятся по результатам цитированных выше работ, основанных на иммунологическом анализе белков семян. Уточнение местоположения семейств *Iridaceae* и *Amaryllidaceae* сделано по результатам сравнительно-серологического анализа белков семян этих таксонов, проведенного В. С. Шнеер (1983). Заштрихованные участки на схеме представляют собой зоны филиации, более точное взаимоотношение корней таксонов в которых указать пока не представляется возможным. В качестве предположений можно отметить, что *Arecaceae* ближе к филе *Dracaenaceae—Amaryllidaceae*, чем к *Liliaceae* s. str. По данным Шнеер, *Iridaceae*, возможно, ближе к филе *Dracaenaceae—Hemerocallidaceae*, чем *Amaryllidaceae*. Однако эти вопросы требуют дополнительных исследований.

Пользуясь случаем, благодарю Н. Г. Кутявину, Л. В. Тарвис и Е. А. Толмачеву за помощь в сборе пыльцы.

ЛИТЕРАТУРА

Гаврилюк И. П. Иммунохимия белков гороха в связи с вопросами генетики и селекции. — В кн.: Физиология растений в помощь селекции. М.: Наука, 1974, с. 269—280. — *Марданов А. А.*, *Абуталыбов М. Г.*, *Ширвани Т. С.* Сравнительное иммунохимическое изучение белков корня и других органов проростков гороха. — Физиол. раст., 1975, т. 22, № 3, с. 549—551. — *Петрова Т. Ф.* Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М.: Наука, 1977. 216 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 612 с. — *Тахтаджян А. Л.* Порядок *Liliales*. — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982, т. 6, с. 50—209. — *Чупов В. С.* Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков пыльцы некоторых сережкоцветных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 11, с. 1579—1585. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 473—493. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.* Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 101—110. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales*. 1. — Бот. журн., 1981а, т. 66, № 1, с. 75—81. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales*. 2. — Бот. журн., 1981б, т. 66, № 3, с. 407—416. — *Шнеер В. С.* О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 49—55. — *Buxbaum F.* Die Entwicklüngslinien der *Lilioideae*. — Bot. Archiv, 1937, Bd 38, S. 305—398. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc., 1980, vol. 80, N 2, p. 91—124. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Vervandtschaftsverhältnisse der Lilienfloren. — Mitt. Bot. Staatssammlungen. München, 1969, Bd 8, S. 219—538. — *Schnarf K.* Zur vergleichenden Embryologie und Systematik der Liliaceen (Vortragsbericht). — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1938, Bd 56, N 1, S. 57—69. — *Schnarf K.* Der Umfang der *Lilioideae* in naturlichen System. — Österr. Bot. Zeitschr., 1948, Bd 95, N 3, S. 257—269. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, p. 226—359.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 V 1983.

SUMMARY

Serological study of a group of monocotyledonous families has been performed. Evidence obtained from pollen proteins analysis confirms the conclusions of the preceding work carried out on the seed proteins, that the subfamily *Lilioideae* is widely separated from the other genera, usually united into the family *Liliaceae* s. lato. The family *Arecaceae* possibly occupies the intermediate position between these two groups. The schematic diagram is presented showing the interrelations and arrangement of taxa in *Dracaenaceae* — *Amaryllidaceae* phylad which is based on the evidence by V. S. Chupov and N. G. Kutyavina (1980). The position of the family *Iridaceae* is specified on the basis of V. S. Shneyer's paper (1983).

УДК (581.4+581.84) : 581.47 : 581.48

Г. Г. Оганезова

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДА И СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *MELANTHIOIDEAE* S. STR. (*LILIACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ

G. G. OGANEZOWA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL SPECIFIC FEATURES OF SEED AND FRUIT IN SOME REPRESENTATIVES OF THE SUBFAMILY *MELANTHIOIDEAE* (*LILIACEAE*) IN RELATION WITH THEIR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

На основе изучения строения семени представителей подсем. *Melanthioideae* s. str. признается объем этого подсемейства в понимании F. Buxbaum (1937) и A. Takhtajan (1980) с включением в него рода *Calochortus* и исключением рода *Uvularia*. В структуре семенной кожуры выделены признаки, специфичные для отдельных триб и родов. Сравнение с остальными изученными лилейными (Оганезова, 1980, 1981, 1982) показало независимость систематического положения и относительную примитивность *Melanthioideae* s. str. Наибольшее сходство отмечено между *Melanthioideae* s. str. и *Lilioideae* s. str.

Настоящее исследование является продолжением изучения семенной кожуры лилейных. Первые три публикации (Оганезова, 1980, 1981, 1982) были посвящены изучению плодов и семян представителей подсемейств *Lilioideae* s. str., *Asparagoideae* и *Scilloideae*. В данной статье приведены сведения главным образом по структуре зрелых семян в связи с отсутствием большинства изученных родов во флоре Кавказа. Мы исследовали все (по: Melchior, 1964) трибы подсем. *Melanthioideae* (за исключением трибы *Petrosavieae*): *Tofieldieae* (*Tofieldia*, *Narthecium*), *Helonieae* (*Heloniopsis*), *Veratreae* (*Melanthium*, *Amianthium*, *Stenanthium*, *Veratrum*, *Zigadenus*), *Calochorteae* (*Calochortus*), *Tricyrtideae* (*Tricyrtis*).

Представители подсем. *Melanthioideae* не относятся к популярным объектам исследования, что скорее всего связано с редкой их встречаемостью как в природе, так и в ботанических коллекциях. Существует исследование F. Buxbaum (1925), в котором автор на основании изучения анатомии некоторых органов дает свою интерпретацию, отличную от энглеровской, триб *Melanthioideae*. В более поздней работе Buxbaum (1937) определенно высказывается о необходимости выделения из объема *Melanthioideae* отдельного подсем. *Wurmbaeoideae*, принятого в дальнейшем многими авторами. R. Gates (1918) на основе изучения американских мелантиевых вносит некоторые коррективы с систему подсемейства, намечает его связи с другими таксонами, в частности с ситниковыми. Есть работы по изучению гинецея мелантиевых, авторы которых (El-Hamidi, 1952; Sterling, 1973, 1974, 1975, 1977) единодушно оценивают его как наиболее примитивный среди лилейных. В свое время Г. А. Левитский (1925а) обнаружил, что на одной особи рода *Veratrum* встречаются и двуполые, и мужские цветки, что, по его наблюдениям, определяется экологическими факторами. Сравнивая цветки чемерицы с однополыми цветками спаржи, Левитский отмечал (1925б), что эта особенность представителей рода *Veratrum* — безусловно первый шаг в направлении формирования однополых цветков. Следовательно, можно говорить лишь об относительной примитивности цветка *Melanthioideae*.

Из других особенностей цветка следует отметить развитие лепестковых нектарников (у представителей родов *Zigadenus*, *Veratrum*, *Tricyrtis*) или их отсутствие (Daumann, 1970), 3 (2—4)-гнездную завязь и плод — вскрывающуюся коробочку.

Из существующих исследований по структуре семени бо́льшая часть посвящена эмбриологии, меньшая — семенной кожуре. Некоторые общие сведения о семенных покровах представителей *Melanthioideae* даны в работах H. Lonay (1907), F. Netolitzky (1926), П. Магешвари (1954). Есть работы по эмбриологии отдельных родов (Afzelius, 1918; Seelieb, 1924; Stenar, 1928; Schnarf, 1929; Eunus, 1959; Browne, 1961; Davis, 1966), по особенностям эндосперма (Schnarf, 1931; Stenar, 1949; Wunderlich, 1959). Из них следует, что у мелантиевых зародышевый мешок развивается по нормальному типу, семязачаток анатропный двупокровный крассинуцеллятный с гелобиальным эндоспермом.

Результаты исследования

Род *Tofieldia* Huds. Изучали виды *T. calyculata* (L.) Wahlenb., *T. pusilla* (Michx.) Pers.,[1] *T. glutinosa* Pers., *T. okuboi* Makino. Всего 20 образцов.[2]

Завязь обычно 3-гнездная, но встречаются цветки с 2-гнездной завязью. Стенка завязи состоит из изодиаметрических клеток наружной эпидермы с утолщенной наружной стенкой, основная паренхима 4-слойная, ее клетки по размерам и форме сходны с клетками эпидермы, но у них хорошо развиты межклетники. Клетки выстилающей эпидермы прямоугольные, тангентально удлиненные. В процессе созревания плода структура его стенки почти не изменяется, немного увеличиваются утолщения стенок наружной и особенно выстилающей эпидермы, в основной паренхиме развиваются идиобласты с друзами оксалата кальция.

Наружный интегумент семязачатка 2—3-слойный, внутренний 2-слойный, нуцеллус 2-слойный.

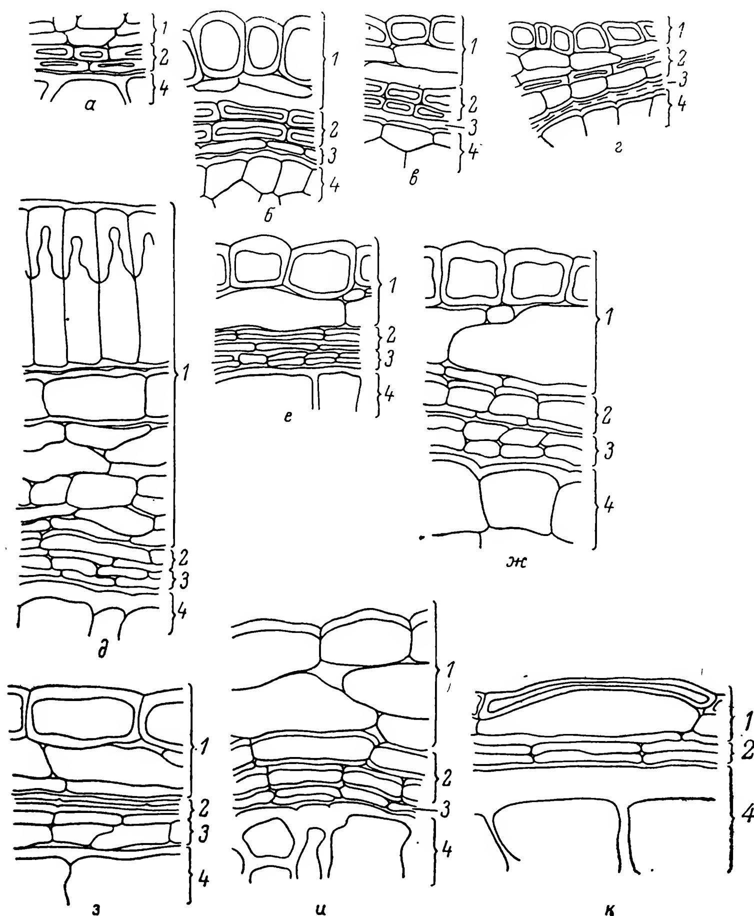
В поперечном сечении контур зрелого семени многоугольный или треугольный. Морфологически семена различных видов несколько отличаются друг от друга. Они мелкие — 1 мм дл., 0.3 мм шир., продолговато-удлиненные, с обоих концов заостренные, с выростами на концах. Выросты визуально различимы у *T. glutinosa* и *T. okuboi*, а у *T. pusilla* и *T. calyculata* заметны только под микроскопом. Под названием *T. glutinosa* были присланы 1 образец с нитевидными выростами на концах семени (Канада, Эдмонтон) и 2 — с крыловидными вдоль длинной оси семени (из Шотландии, Данди и Канады, Ванкувер). Принадлежность этих образцов к роду *Tofieldia* не вызывает сомнений, но такие различия в морфологии семян, очевидно, указывают на ошибку в определении их видовой принадлежности, которую мы не смогли устранить из-за отсутствия соответствующего гербария.

Наружный интегумент зрелого семени представлен 2—3, в области дериватов пучка — 3—4 слоями тангентально вытянутых клеток. Наружные 1—2 слоя местами разрушены (см. рисунок, *а*), но на концах семени, в области выростов, все слои хорошо сохраняются, вероятно, из-за того, что в этой части семени в тканях развиваются утолщения клеточных стенок, особенно в клетках наружной эпидермы. Таким образом, выросты по характеру похожи на ариллоиды. Внутренний интегумент обычно состоит из 2 слоев прямоугольных сплюснутых клеток, утолщенные стенки которых пропитаны дубильными веществами и окрашены в красновато-коричневый цвет. На некоторых образцах различимы смятые остатки нуцеллуса. Клетки эндосперма тонкостенные, в первом его слое утолщается наружная периклинальная стенка. Особо следует описать образцы с крыловидными выростами — у этих семян утолщаются стенки наружной эпидермы по всей поверхности семени и потому хорошо сохраняются ткани наруж-

---

[1] Выражаю глубокую признательность А. Н. Лавренко (Институт биологии, г. Сыктывкар) за сбор и фиксацию цветков *T. pusilla*.

[2] Образцом мы называем совокупность семян или плодов, собранных в одной популяции или присланных по одному номеру делектуса. В каждом образце мы изучали 5—7 семян.



Строение зрелой семенной кожуры некоторых представителей подсем. *Melanthioideae* s. str.

а — *Tofieldia pusilla*, *б* — *T. glutinosa*, *в* — *Narthecium ossifragum*, *г* — *Heloniopsis japonica*, *д* — *Amianthium musceatoxicum*, *е* — *Stenanthium occidentale*, *ж* — *Zigadenus elegans*, *з* — *Veratrum lobelianum*, *и* — *Calochortus elegans*, *к* — *Tricyrtis macropoda*. *1* — наружный интегумент, *2* — внутренний интегумент, *3* — нуцеллус, *4* — эндосперм. ×140.

ного интегумента, хотя при резке вся его ткань легко отделяется от внутреннего интегумента (см рисунок, *б*).

Род *Narthecium* Huds. Мы изучали виды *N. ossifragum* (L.) Huds., *N. reverchonii* Čelak., *N. californicum* Baker (всего 5 образцов). Эпидерма стенки плода сравнительно мелкоклетная, со слабо выраженной кутикулой и незначительным утолщением клеточных стенок. Основная паренхима представлена 5 слоями довольно крупных клеток. Выстилающая эпидерма состоит из крупных тангентально вытянутых клеток со значительным утолщением стенок и мелкими порами.

Семя в поперечном сечении почти круглое, 4 мм дл., 0.5 мм шир., веретеновидное. По обоим концам семени наружный интегумент образует бесцветные нитевидные выросты.

Наружная эпидерма наружного интегумента представлена округлыми, слегка тангентально вытянутыми клетками с утолщением стенок (см. рисунок, *в*). У *N. reverchonii* клеточная стенка наружной эпидермы утолщена меньше, чем у других видов, и вминается. Основная паренхима 1—2-слойная. Внутренний интегумент представлен 2 слоями прямоугольных, тангентально вытянутых клеток с утолщенными стенками, окрашенными в желтоватый цвет. Клетки эндосперма похожи на таковые у представителей рода *Tofieldia*.

Род *Heloniopsis* A. Gray. Изучали вид *H. japonica* Maxim. (1 образец). Семена мелкие, с двумя длинными бесцветными выростами на концах, 6 мм дл., 0.2 мм шир., желтовато-коричневые, слабо 4-гранные.

Наружный интегумент зрелого семени состоит из небольших почти прямоугольных клеток наружной эпидермы со слабо утолщенными стенками и 1—2 слоев основной паренхимы, число слоев которой резко увеличивается близ остатков проводящего пучка. Внутренняя эпидерма не выражена. Наружный слой внутреннего интегумента представлен узкими тангентально вытянутыми клетками с утолщенными стенками и почти неразличимой клеточной полостью, внутренний слой состоит из более крупных клеток с утолщенной внутренней стенкой. По ребрам семени во втором интегументе развиваются 3—4 слоя основной паренхимы, которая в зрелых семенах разрушается с образованием полостей. Под интегументами сохраняются остатки нуцеллуса. Структура эндосперма такая же, как у вышеописанных родов (см. рисунок, *г*).

Род *Melanthium* L. Изучали вид *M. virginicum* L. (2 образца). Семена удлиненные, неправильно треугольные, 5 мм дл., 1.5 мм шир., желтые.

Наружный интегумент зрелого семени состоит из почти изодиаметрических клеток наружной эпидермы с утолщенными (главным образом наружной) клеточными стенками, покрытыми тонкой кутикулой; основная паренхима — из 1—2 слоев тонкостенных тангентально вытянутых клеток; внутренняя эпидерма — из узких, тангентально вытянутых клеток. Внутренний интегумент 2-слойный, в первом слое утолщены внутренние и наружные периклинальные клеточные стенки, во втором — внутренние. К спермодерме примыкают остатки нуцеллуса и эндосперм, структура которого сходна с описанной у вышеприведенных родов.

Род *Amianthium* A. Gray. Изучали вид *A. musceatoxicum* A. Gray (2 образца). Семена этого растения присланы под названием *Zigadenus muscitoxicum* Regel, но структура семенной кожуры этих образцов очень отличалась от спермодермы представителей рода *Zigadenus*. Обращение к соответствующей литературе, где приводились описания семян родов *Zigadenus* и *Amianthium*, помогло установить принадлежность этого вида к роду *Amianthium* (Walter, 1788; Gray, 1837; Regel, 1883; «Международный кодекс. . .», 1980). Семена округлые с небольшим выступом в области рафе, довольно крупные — 3 мм дл., 2 мм шир., мясистые, красновато-коричневые.

Наружная эпидерма наружного интегумента (см. рисунок, *д*) представлена крупными, радиально удлиненными клетками со своеобразным утолщением наружной стенки и верхней трети радиальных стенок. Хорошо развита кутикула. Клетки эпидермы, субэпидермального и местами следующего 3-го слоя заполнены красновато-коричневым содержимым. Следующие 4—5 слоев основной паренхимы более мелкоклетные, рыхлые, с более светлым содержимым, что, очевидно, связано с меньшей концентрацией дубильных веществ. Клетки внутренней эпидермы узкие, тангентально вытянутые, с более темным содержимым, чем в клетках основной паренхимы. Внутренний интегумент 2-слойный. Хорошо заметны межинтегументальная кутикула и утолщения наружных клеточных стенок первого слоя внутреннего интегумента. К спермодерме примыкают остатки нуцеллуса. Структура эндосперма такая же, как у вышеописанных родов.

Род *Stenanthium* Kunth. Изучали вид *S. occidentale* A. Gray (1 образец). Зрелые семена удлиненные, 4.5 мм дл., 1.5 мм шир., с несколькими неравными гранями, светло-желтые, наружный интегумент образует крыловидные выросты.

Эпидерма наружного интегумента (см. рисунок, *е*) семенной кожуры представлена довольно крупными изодиаметрическими клетками с сильно утолщенной наружной стенкой. Основная паренхима 1—2-слойная, в области выростов она представлена чрезвычайно крупными клетками, в остальных участках клетки ее довольно мелкие. Внутренний интегумент состоит из 2 слоев узких, тангентально вытянутых клеток с несколько утолщенными периклинальными стенками, к ним примыкают остатки нуцеллуса и клетки эндосперма с обычной для подсемейства структурой клеток.

Род *Zigadenus* Michx. Изучали виды *Z. elegans* Pursh, *Z. nuttalii* Wats., *Z. glaucus* Nutt., *Z. fremontii* Torr., *Z. sibiricus* (L.) A. Gray, *Z. venosus* Wats. (всего 20 образцов). Зрелые семена удлиненные, несколько уплощенные, 6 мм дл., 2 мм шир., светло-желтые. Наружный интегумент разрастается в кры-

ловидный вырост, обычно узкий, слегка расширяющийся на обоих концах семени. Встречаются виды с более мелкими (3 мм×0.5 мм) желтыми семенами без крыловидных выростов (*Z. sibiricus*) и темно-коричневые, также без выростов, но с крупными продольными складками (*Z. fremontii*). Форма семени на поперечном срезе неправильно 4- или 5-угольная.

Наружный интегумент представлен почти изодиаметрическими клетками наружной эпидермы, у которых наиболее утолщены наружная и радиальные стенки (см. рисунок, *ж*), и основной паренхимой, которая состоит из 1—2 слоев тонкостенных, по ребрам крупных, в уплощенных участках семени мелких клеток; внутренняя эпидерма представлена узкими, тангентально вытянутыми клетками. На некоторых образцах хорошо заметна межинтегументальная кутикула. Внутренний интегумент состоит из двух слоев прямоугольных клеток с утолщениями наружной стенки первого слоя и внутренней второго. К спермодерме примыкают остатки нуцеллуса и обычные по структуре для подсемейства клетки эндосперма. У некоторых видов (*Z. fremontii*, *Z. venosus*) развивается более многослойная (до 4—5 слоев) основная паренхима, клетки внутреннего интегумента более крупные, чем у остальных видов, но со сходной структурой.

Род *Veratrum* L. Изучали виды *V. album* L., *V. nigrum* L., *V. lobelianum* Bernh., *V. oxysepalum* Turcz., *V. californicum* Durand., *V. dahuricum* (Turcz.) Loes. fil. (всего 18 образцов).

Структуру плода и семени у представителей этого рода изучали в онтогенезе. Плацентация анатропных семязачатков — обычная для лилейных, центрально-угловая. Немногочисленные проводящие пучки развиваются в колонке и центральной части каждого гнезда завязи. Эпидерма стенки завязи представлена радиально удлиненными клетками со слегка утолщенной наружной стенкой. Встречаются (2—3) клеточные простые волоски. Основная паренхима из 6—7 слоев округлых клеток с небольшими межклетниками, среди них отмечены идиобласты с рафидами. Выстилающая эпидерма состоит из тангентально удлиненных клеток с утолщенной внутренней стенкой. В процессе созревания плода происходит незначительное изменение его тканей — клетки наружной эпидермы сохраняют прежнее утолщение стенок, слегка радиально вытягиваются. С подсыханием оболочки плода клетки эпидермы немного сминаются, их радиальные стенки становятся извилистыми. Клеточные полости субэпидермальных слоев — под верхней и над выстилающей эпидермой — заполняются коричневым содержимым. Остальные слои в процессе созревания вначале несколько разрастаются, в зрелом же плоде слегка сминаются, толщина стенки зрелого плода много меньше, чем стенки завязи.

Наружный интегумент семязачатка представлен 4 слоями почти изодиаметрических клеток, среди которых встречаются идиобласты с рафидами. Внутренний интегумент состоит из 2 слоев тангентально удлиненных клеток, к которым примыкают 1—2 слоя клеток нуцеллуса.

Зрелые семена представителей рода *Veratrum* продолговатые, уплощенные, около 8 мм дл., 4 мм шир. Наружный интегумент образует крыловидный вырост, развивающийся вдоль длинной оси семени и захватывающий оба его конца. Семя желтовато-бурого цвета, крылатка почти прозрачная.

В процессе созревания семени в его тканях происходят изменения, приводящие к формированию следующей структуры. Наружная эпидерма из крупных клеток с равномерным утолщением стенок, основная паренхима из 1—2 слоев тонкостенных тангентально вытянутых клеток, внутренняя эпидерма из очень узких вытянутых клеток, внутренний интегумент из 2 слоев узких, тангентально вытянутых клеток со слегка утолщенными периклинальными стенками (см. рисунок, *з*). Сохраняется 1, местами 2 слоя смятых клеток нуцеллуса. Клетки эндосперма имеют обычную для подсемейства структуру.

Род *Calochortus* Pursh. Изучали виды *C. elegans* Pursh, *C. amabilis* Purdy, *C. gunnisonii* Wats., *C. ambiguus* Ounbey, *C. subalpinus* Piper, *C. macrocarpus* Dougl. (всего 7 образцов). Мы рассматриваем род *Calochortus* в пределах подсем. *Melanthioideae* s. str., основываясь на работах ряда исследователей. Buxbaum (1937, 1958), M. Cave (1941, 1953), P. Maheshwari (1946) ставят под сомнение его принадлежность к подсем. *Lilioideae*. K. Schnarf (1949) считает необходимым его выделение в отдельное подсемейство. R. Berg (1960) признает

наиболее правильным его перенос в подсем. *Melanthioideae*. Тахтаджян (Takhtajan, 1980) включает монотипную трибу *Calochorteae* в состав подсем. *Melanthioideae* без всяких оговорок. Наши данные согласуются с этой точкой зрения на систематическое положение рассматриваемого рода. Род *Calochortus* систематически хорошо изучен. Существует довольно подробное цитологическое исследование его видов (Beal, 1939) и монография M. Ownbey (1940), в которой обработаны все 57 видов этого североамериканского рода, дана его система. Автор пришла к выводу, что, несмотря на отмеченные ею отличия этого рода по морфологии и цитологии от других родов подсем. *Lilioideae*, нет оснований для выделения рода в монотипное семейство.

Семена изученных нами 6 видов несколько варьировали по форме. Были удлиненные семена (4 мм дл., 2 мм шир.) с четырьмя неодинаковыми гранями, иногда слегка уплощенные, или же уплощенные, овальные, также 4-гранные, или же несколько более крупные (5 мм дл., 3 мм шир.), плоские, эллипсоидальные. Поперечный контур у всех образцов прямоугольный, цвет светло-желтый.

Наружная эпидерма наружного интегумента представлена изодиаметрическими округлыми или слегка тангентально вытянутыми клетками. У части видов обычно утолщены наружная и верхняя трети радиальных клеточных стенок (см. рисунок, *и*), у других же видов наружная стенка почти не утолщена, но хорошо выражены утолщения радиальных стенок наружной эпидермы. Наши наблюдения совпадают с наблюдениями P. Guérin (1937), но немного расходятся с описаниями Berg (1960), который наблюдал утолщения внутренней клеточной стенки в наружной эпидерме *C. amabilis*. За эпидермой следуют 1—2 слоя тонкостенных тангентально удлиненных клеток основной паренхимы. В области проводящего пучка число ее слоев почти не меняется, но клетки разрастаются. Внутренний интегумент состоит из 2 слоев прямоугольных клеток с незначительным утолщением периклинальных стенок. Нуцеллус обычно не заметен, но там, где поврежденная семенная кожура отделяется от эндосперма, хорошо различаются 1—2 слоя его смятых клеток. Клетки эндосперма со сравнительно более утолщенными стенками, чем у остальных изученных родов *Melanthioideae*.

Род *Tricyrtis* Wall. Изучали виды *T. hirta* Hook., *T. latifolia* Maxim., *T. macropoda* Miq., *T. puberula* Nakai et Kitag., *T. formosana* Baker, *T. bakeri* Koidz. (всего 13 образцов). Зрелые семена эллипсоидальные или почти круглые, плоские, с маленьким клювиком, мелкие — 3 мм дл., 1.2 мм шир. Окраска центральной части семени красновато-коричневая или темно-коричневая, по краю более темная.

Наружная эпидерма наружного интегумента представлена тангентально удлиненными узкими клетками, с незначительным утолщением стенок (см. рисунок, *к*), с небольшой клеточной полостью, заполненной красновато-коричневыми дубильными веществами. Основная паренхима 1—2-слойная, состоит из довольно крупных, тангентально удлиненных, иногда смятых клеток. В области проводящего пучка число слоев основной паренхимы не меняется, но клетки разрастаются. Дубильные вещества окрашивают клеточные стенки основной паренхимы, в зависимости от их концентрации окраска может быть более темной или более светлой, в случае светлой окраски, т. е. их меньшей концентрации, клетки наружного интегумента сминаются сильнее. Внутренний интегумент представлен 2 слоями тонкостенных бесцветных клеток. Следов нуцеллуса в зрелом семени нет. Структура эндосперма обычного для подсемейства типа.

Обсуждение

Приступая к исследованию мелантиевых, мы ориентировались на объем подсемейства в понимании A. Engler (Engler, Prantl, 1888). Но поскольку по изучаемому признаку эта группа распадалась на две, хорошо отличающиеся друг от друга, мы были вынуждены обратиться к специальной литературе. Выяснилось, что объем и таксономический ранг группы лилейных, включаемых Engler в подсем. *Melanthioideae*, часто дискутируются. Так, например, если во втором издании работы A. Engler и K. Prantl (1930) K. Krause сохраняет предложенную Engler интерпретацию этой группы, то H. Melchior (1964) в «Syllabus. . .» принимает отдельное подсем. *Wurmbaeoideae*, выделенное Buxbaum (1937),

в состав которого входит приблизительно половина родов *Melanthioideae* sensu Engleri. К системе Engler близки системы, предложенные S. Englicher (1836—1840), H. Baillon (1894), J. Hutchinson, (1934, 1973), R. Thorne (1965). J. Baker (1879) признает *Melanthiaceae* как один из подпорядков лилейных. Предлагаемый им объем шире энглеровского объема подсемейства. Baker считает, что эта группа наиболее гетерогенна, именно в ней есть наибольшее число отклоняющихся от общей характеристики родов. В работе H. Huber (1969) по семенной кожуре лилейных выделяется группа колхикоидных лилейных, в которую наряду с семействами *Iridaceae* и *Liliaceae* входят семейства *Melanthiaceae* (трибы *Melanthieae*, *Helonieae*, *Narthecieae*), *Colchicaceae* (подсемейства *Wurmbaeoideae* Bux. и *Uvularieae*), *Tricyrtidaceae* и *Calochortaceae*. К системе Huber довольно близка система *R. Dahlgren* (1975), но последний включает род *Tricyrtis* в состав *Melanthiaceae*, а род *Calochortus* — в состав *Liliaceae*. А. Л. Тахтаджян (1966) признает подсемейства *Melanthioideae* и *Wurmbaeoideae* в составе сем. *Liliaceae*. В более поздней работе (Takhtajan, 1980) он относит эти два подсемейства к отдельному сем. *Colchicaceae*, которое признает наряду с *Liliaceae*, *Alliaceae* и *Amaryllidaceae*.

В результате проведенного нами исследования оказалось, что для группы родов *Melanthioideae*, описанных в настоящей статье, можно выделить общие признаки в структуре семенной кожуры: эпидерма наружного интегумента обычно представлена почти изодиаметрическими клетками с утолщенными клеточными стенками, основная паренхима немногослойная, тонкостенная, внутренняя эпидерма наружного интегумента или почти не выделяется, или состоит из узких, тангентально вытянутых клеток; внутренний интегумент — из 2 слоев тангентально вытянутых клеток, как правило, с утолщением периклинальных стенок; к семенной кожуре примыкают остатки нуцеллуса; эндосперм немногослойный, с тонкостенными клетками, обычно утолщена только периклинальная клеточная стенка наружного слоя.

Наличие сходных признаков в структуре семенной кожуры изученных родов, которые не характерны для остальных представителей *Melanthioideae* sensu Engleri (и потому последние не включены в настоящую работу), дало нам возможность согласиться с поправкой Buxbaum (1937) к системе лилейных Engler, т. е. исключить из состава *Melanthioideae* подсем. *Wurmbaeoideae*, и с поправкой Тахтаджяна (Takhtajan, 1980) о включении в состав подсемейства рода *Calochortus* и исключении рода *Uvularia*. Подробнее на сравнении структуры семенной кожуры обоих подсемейств мы остановимся в публикации, посвященной подсем. *Wurmbaeoideae*.

Что же касается особенностей оболочки плода, то поскольку из-за отсутствия материала мы изучали зрелые плоды лишь нескольких (3) родов, делать какие-то заключения не считаем возможным.

Кроме общей характеристики подсемейства, по морфологической структуре семян можно выделить признаки, которые свойственны отдельным трибам, причем выделенные для триб признаки не всегда укладываются в рамки общей для подсемейства характеристики спермодермы. Некоторая гетерогенность изучаемой структуры — особенность мелантиевых. Но отклонения от общей характеристики, как правило, бывают не у родов, а у отдельных видов. Более того, такие отклонения сочетаются с наличием переходных морфологических форм, которые демонстрируют амплитуду вариабельности исследуемых признаков внутри родов, что дает нам основание не считать эти отклонения противоречащими выделению общих для подсемейства характерных признаков спермодермы.

Представителям трибы *Tofieldieae* свойственно равномерное незначительное утолщение клеточных стенок наружной эпидермы наружного интегумента или отсутствие утолщений; клетки внутреннего интегумента у них со значительно утолщенными стенками. Макроморфологические особенности семян дополняют их анатомическую характеристику: у представителей *Tofieldieae* семена мелкие, продолговатые, с выростами по обоим концам семени или же крыловидными выростами вдоль его длинной оси. Мы указали на сходство выростов с ариллоидами, так как они образуются за счет разрастания ткани наружного интегумента. Но если выросты на концах семени иные по цвету и кон-

систенции, чем остальная его поверхность, похожи на структуры, обычно описываемые как ариллоиды (Sernander, 1906; Pijl, 1957; Комар, 1965, 1978), то употребление этого термина для крыловидных выростов нам кажется не совсем точным. Генетическая связь между описываемыми структурами безусловна. Более того, так как процесс разрастания клеток и утолщение стенок наружной эпидермы наружного интегумента характерны в той или иной мере для всех представителей подсемейства, мы склоняемся к мнению, что локальные выросты поверхности семени у некоторых *Tofieldieae* являются результатом редукции ранее разрастающегося наружного интегумента, с чем, вероятно, скоррелировано утолщение клеточных стенок внутреннего интегумента. Вопрос о выростах семян мелантиевых, очевидно, нуждается в специальном обсуждении.

Для представителей трибы *Helonieae* при обычной для подсемейства структуре наружного интегумента характерно разрастание в ребрах ткани внутреннего интегумента с образованием нескольких слоев основной паренхимы, в зрелом семени она разрушается. Макроморфологически семена представителей *Helonieae* сходны с семенами некоторых представителей *Tofieldieae*.

Для трибы *Veratreae* характерны несколько более специализированные утолщения клеточных стенок наружной эпидермы наружного интегумента (особенно у рода *Amianthium*). Семена представителей этой трибы продолговатые, с более или менее развитыми крыловидными выростами, исключением являются лишенные выростов мясистые семена рода *Amianthium*. Но в пределах близкого к нему рода *Zigadenus* встречаются виды с мясистыми семенами без выраженных выростов.

Для представителей трибы *Calochorteae* характерно развитие утолщений наружной периклинальной, иногда и радиальных клеточных стенок наружной эпидермы наружного интегумента, клетки эндосперма более толстостенные, чем у остальных мелантиевых. Представителям трибы свойственны два морфологически сходных типа семян — продолговатые, слегка уплощенные и эллипсоидальные, плоские.

Для представителей *Tricyrtideae* характерны слабое утолщение клеточных стенок тангентально удлиненных клеток наружной эпидермы наружного интегумента и отсутствие утолщений в клетках внутреннего интегумента. Семена плоские эллипсоидальные или почти округлые с небольшим клювиком. Отклонения структуры семенной кожуры в этой трибе от общей характеристики спермодермы в подсемействе подчеркивает обособленное положение *Tricyrtideae*. Структура семенных покровов так же, как и другие признаки, не дает возможности четко определить положение рода в системе *Liliaceae*. Однако нам кажется, что его включение в состав *Melanthioideae* s. str. — с оговоркой обособленного положения рода в подсемействе — не противоречит, с одной стороны, нашим данным, так как для мелантиевых больше, чем для других лилейных, характерна гетерогенность по исследуемому признаку, с другой стороны, с такой интерпретацией систематического положения рода согласны многие систематики (Engler, Prantl, 1888; Krause, 1930; Melchior, 1964).

Вышеописанные различия в семенной кожуре отдельных триб подсем. *Melanthioideae* s. str. главным образом связаны с различной специализацией тканей интегументов и эндосперма, что скорее всего объясняется приспособленностью к определенной среде обитания. С этой точки зрения все трибы мелантиевых эволюционно равноценны.

Сравнивая структуру семенных покровов представителей *Melanthioideae* со структурой спермодермы у ранее изученных лилейных, следует отметить некоторое сходство в характере дифференциации тканей наружного интегумента мелантиевых и *Lilioideae* s. str. (Оганезова, 1980), но их отличают отсутствие утолщений клеточных стенок внутреннего интегумента, несохранение нуцеллуса в зрелом семени и развитие утолщений на клеточных стенках клеток эндосперма, характерные для *Lilioideae* s. str.

С представителями *Scilloideae* почти нет сходных признаков (Оганезова, 1982) за исключением участия дериватов нуцеллуса в построении зрелой семенной кожуры у представителей обоих подсемейств.

Представителей подсемейств *Asparagoideae* и *Melanthioideae* s. str. сближают сохранение клеток внутреннего интегумента в зрелом семени и развитие утол-

щений его клеточных стенок. Можно также отметить отсутствие дифференциации в клетках наружного интегумента у части видов рода *Tofieldia* и у многих представителей *Asparagoideae* (Оганезова, 1981).

Таким образом, по структуре семенной кожуры сходство *Melanthioideae* s. str. с другими лилейными невелико, с подсем. *Lilioideae* — несколько больше, чем со *Scilloideae* и *Asparagoideae*. Часть из выявленных сходных признаков характеризует не подсемейство в целом, а лишь некоторые виды отдельных родов. Следовательно, данные по семенной кожуре показывают, что нет оснований сближать мелантиевые ни с одним из ранее изученных подсемейств. По данным сравнительного анализа семенной кожуры, представители *Melanthioideae* характеризуются сочетанием наиболее примитивных признаков, а именно при обычно незначительной дифференциации тканей наружного интегумента (за исключением *Amianthium*) в зрелом семени сохраняются остатки нуцеллуса, клетки эндосперма слабо дифференцированы, кроме того, подсемейству свойственна некоторая гетерогенность структуры спермодермы, иногда есть отличия этой структуры даже внутри отдельных триб и родов. Учитывая приведенные в обзоре литературы сведения о признаках сравнительной примитивности гинецея и цветка мелантиевых, вероятно, можно говорить о примитивности *Melanthioideae* s. str. в сравнении с остальными лилейными.

В заключение можно сказать следующее. Выявленные признаки макро- и микроморфологии семени мелантиевых дают возможность принять поправки Buxbaum и Тахтаджяна к системе лилейных Engler, т. е. исключить из состава *Melanthioideae* s. Engl. подсем. *Wurmbaeoideae* Buxb. и род *Uvularia* и включить в его состав род *Calochortus*.

Признаки морфоструктуры семени могут быть использованы как дополнение к макроморфологической характеристике отдельных триб подсемейства.

Анализ признаков, характеризующих отдельные трибы *Melanthioideae*, убедил нас в их эволюционной равноценности. По особенностям семенной кожуры триба *Tricyrtideae* наиболее обособленна.

В сравнении с остальными лилейными, изученными по структуре семенной кожуры, подсем. *Melanthioideae* s. str. наиболее примитивно и, несмотря на отдельные черты сходства по изучаемому признаку с подсемействами *Scilloideae*, *Asparagoideae* и особенно с *Lilioideae* s. str., достаточно обособлено.

ЛИТЕРАТУРА

Комар Г. А. Ариллусы, их природа, строение и функция. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 5, с. 715—724. — *Комар Г. А.* Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых *Liliales*. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 7, с. 937—954. — *Левитский Г. А.* О естественных и произвольных изменениях строения цветков *Veratrum nigrum* L. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1925а, т. 14, № 2, с. 97—112. — *Левитский Г. А.* О явлениях недоразвития в органах размножения спаржи — *Asparagus officinalis* L. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1925б, т. 14, № 2, с. 113—142. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосемянных. — М.; Л.: Наука, 1954. 439 с. — *Международный* кодекс ботанической номенклатуры. Л.: Наука, 1980. 284 с. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства *Lilioideae* s. str. — Биол. журн. Армении, 1980, № 5, с. 487—496. — *Оганезова Г. Г.* Анатомическая структура плода и семени представителей сем. *Asparagoideae* в связи с систематикой. — В кн.: Флора, растит., растит. ресурсы АрмССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1981, вып. 8, с. 131—148. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства. II. *Scilloideae*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 729—742. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 492 с. — *Afzelius K.* Zur Entwicklugsgeschite der Gattung *Gloriosa*. — Acta Horti Berg., 1918, vol. 6, N 3, p. 3—12. — *Baillon H.* Histoire des plantes. Monographie des Liliacées, vol. 12. Paris, 1894. 611 p. — *Baker J. G.* A synopsis of *Colchicaceae* and the aberrant tribes of *Liliaceae*. — Linn. Soc. Bot., 1879, vol. 17, p. 405—510. — *Beal J. M.* Cytological studies in relation to the classification of the genus *Calochortus*. — Bot. Gaz., 1939, vol. 100, N 3, p. 528—547. — *Berg R. J.* Ovary, ovule and endosperm of *Calochortus amabilis*. — Nyt. Mag. Bot., 1960, vol. 8, p. 189—205. — *Browne E. T.* Morphological studies in *Aletris*. I. Development of the ovule, megaspores and megagametophyte of *A. aurea* their connection with systematics of the genus. — Amer. J. Bot., 1961, vol. 48, N 2, p. 143—147. — *Buxbaum F.* Vergleichende Anatomie der *Melanthioideae*. — Rep. Sp. Nov., Beihefte, 1925, Bd 29. 80 S. — *Buxbaum F.* Die Entwicklungslinien der *Lilioideae*. I. *Wurmbaeoideae*. Bot. Arch., 1937, Bd 38, Hf 2, S. 213—293. — *Buxbaum F.* Der morfologische Types und die systematische Stellung der Gattung *Calochortus*. — Beitr. Biol. Pfl., 1958, Bd 34, Hf 3, S. 405—452. — *Cave M. S.* Megasporogenesis and embryo sac development in *Calochortus*. — Amer. J. Bot., 1941, vol. 28, N 5, p. 390—394. — *Cave M. S.* Cytology and embryology in the delimitation of genera. —

Chron. Bot., 1953, vol. 14, N 3, p. 140—153. — *Dahlgren R.* A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — Bot. Not., 1975, vol. 128, N 1, p. 119—147. — *Daumann E.* Das Blutennectarium der Monocotyledonen unter besonderes Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — Fed. Rep., 1970, Bd 80, Hf 78, S. 463—590. — *Davis G.* Systematic embryology of angiosperms. N. Y. etc., 1966. 528 p. — *El-Hamidi A.* Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoecium der Unterfamilien *Melanthioideae* und *Asphodeloideae* der *Liliaceae.* — Arb. Inst. Allgem. Bot. Univ. Zürich, ser. A, 1952, N 4, p. 1. — *Endlicher S.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindabonne, 1836—1840. — *Engler A.*, *Prantl K.* Die naturlichen Pflanzenfamilien, 1888, 2 teil, 5 Abt., 162 S. — *Eunus A. M.* Contributions to the embryology of the *Liliaceae.* V. Life history of *Amianthium musceatoxicum* Walt. — Phytomorphology, 1951, vol. 1, N 1—2, p. 73—79. — *Gates R. R.* A systematic study of the north American *Melanthaceae* from the genetic standpoint. — J. Linn. Soc., 1918, vol. 44, N 296, p. 131—172. — *Gray A.* Melanthacearum America septentrionalis revisio. — Ann. Lyc. Hist. Nat. N. Y., 1837, t. 4, p. 105—140. — *Guerin P.* L' ovule et la graine des *Erythronium* et des *Calochortus.* — Ann. Sci. Nat., ser. 10, Bot. 1937, t. 19, p. 255—265. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. — Mitt. Bot. Staatsamml. München, 1969, Bd 8, S. 219—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. II. Monocotyledons. London, 1934. 243 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Oxford, 1973. 743 p. — *Krause K. Liliaceae.* In: Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Abt. 15, 1930. 227 S. — *Lonay H.* Analyse coordonnée des travaux relatifs a l'anatomie des téguments seminaux. — Arch. l'Inst. Bot. l'Univ. Liége, 1907, t. 4, p. 3—146. — *Maheshwari P.* The Fritillaria-type of embryo sac. A critical review. — J. Ind. Bot. Soc., (M. O. P. Iyengar Commen. vol.), 1946, p. 101—119. — *Melchior H.* Reihe Liliiflorae. — In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 1964, Bd 2, Abt. 12, S. 513—543. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. II. Abt. 2, Teil B, 1926. 364 S. — *Ownbey M.* A monograph of the genus *Calochortus.* — Ann. Mis. Bot. Gard., 1940, vol. 27, N 4, p. 371—560. — *Pijl L., van der.* On the arilloids of *Nephellium*, *Euphorbia*, *Litchi* and *Aesculus* and the seeds of *Sapindaceae* in general. — Acta Bot. Neer., 1957, vol. 6, N 5, p. 618—641. — *Pijl P., van der.* Principles of dispersal in higher plants. Berlin, 1969. 154 p. — *Regel E.* Zygadenus muscitoxicum. — Gart. Allg. Mon., 1883, Bd 32, S. 164. — *Schnarf K.* Die Embryologie der *Liliaceae* und ihre systematische Bedeutung. — Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat., 1929, Bd 138, Abt. 1, S. 69—92. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryology der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S. — *Schnarf K.* Der Umfang der *Lilioideae* im naturlichen System. — Öster. Bot. Ztschr., 1949. Bd 95, Hf 3, S. 257—269. — *Seelieb W.* Beitträge zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* (L.). Wahlenb. — Bot. Not., Lund, 1924, p. 172—178. — *Sernander R.* Entwurf einer Monographie der europäschen *Myrmekochoren.* — Kong. Sv. Vet. Handl., 1906, vol. 41, N 7, p. 28—38. — *Stenar H.* Zur Embryologie der *Veratrum* und *Anthericum* Gruppe. — Bot. Not., 1928, vol. 17, N 9, p. 357—378. — *Stenar H.* Zur Kenntnis der Embryologie und der Raphiden-zellen bei *Bowiea volubilis* Harvey und anderen Liliaceen. — Acta Horti Berg., 1949, Bd 15, N 3, S. 45—63. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Colchicaceae* (*Colchicum*). — Bot. J. Linn. Soc., 1973, vol. 66, N 3, p. 213—221. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Baeometra. Burchardia* and *Walleria.* — Bot. J. Linn. Soc., 1974, vol. 68, N 2, p. 115—125. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Glorioseae.* — Bot. J. Linn. Soc., 1975, vol. 70, N 4, p. 341—349. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Uvularieae.* — Bot. J. Linn. Soc., 1977, vol. 74, N 4, p. 345—354. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rew., 1980, vol. 46, N 3, p. 226—359. — *Thorne R. F.* Synopsis of a putative phylogenetic classification of the flowering plants. — Aliso, 1965, vol. 6, N 4, p. 57—66. — *Walter T.* Flora Caroliniana. London, 1788. 125 p. — *Wunderlich R.* Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. — Öster. Bot. Ztschr., 1959, Bd 106, Hf 3—4, S. 203—293.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 3 IX 1982.

SUMMARY

Based on the seed studies of the representatives of *Melanthioideae*, the volume of the subfamily is recognized (sensu Buxbaum (1937): including the genus *Calochortus*, and excluding the genus *Uvularia* according to Takhtajan (1980). Features specific for the individual tribes are distinguished by the structure of the seed coat. A comparison with the other investigated *Liliaceae* (Oganezowa, 1980, 1981, 1982) suggests relative primitivity of the *Melanthioideae.* Notwithstanding certain resemblance with the *Scilloideae*, *Asparagoideae*, and *Lilioideae* s. str. in particular, the systematic position of the *Melanthioideae* s. str. is fairly independent.

СООБЩЕНИЯ

УДК (581.3+539.22) : 581.48 : 582.951.6

Э. С. Терёхин, Н. Б. Серафимович

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СЕМЕНИ *RHYNCHOCORYS ORIENTALIS* (*SCROPHULARIACEAE*)

E. S. TERYOKHIN, N. B. SERAFIMOVICH. SEED STRUCTURE AND DEVELOPMENT IN *RHYNCHOCORYS ORIENTALIS* (*SCROPHULARIACEAE*)

Приведено описание развития и строения семени *Rhynchocorys orientalis*. По ряду признаков этот вид сходен с другими паразитными норичниковыми: одноклеточный археспорий преобразуется в мегаспороцит без отделения кроющей клетки, линейная тетрада мегаспор, моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа, развивающийся из халазальной мегаспоры, клеточный эндосперм с терминальными гаусториями, Onagrad-тип эмбриогенеза. От других представителей подсем. *Rhinanthoideae* отличается строением сформированного семязачатка (вариация кампилотропного типа) и особенностями развития и строения микропилярной гаустории. *R. orientalis* — мирмекохорный вид, элайосома которого формируется из халазальной гаустории и прилегающей части эндосперма.

Представители семейства норичниковых обнаруживают значительную изменчивость в строении семени. J. Thieret (1955) отмечал, что изучение разнообразия строения и развития семян норичниковых может дать ценную информацию для систематики и филогении этого семейства. В связи с этим необходимо дальнейшее изучение семени норичниковых. В настоящем сообщении приведены данные о развитии и строении семени *Rhynchocorys orientalis* (L.) Benth., одного из представителей средиземноморского рода чужеядных норичниковых.

Материал и методика

Материал был собран в 1964 и 1978 гг. в Тебердинском государственном заповеднике (Ставропольский край), где *Rhynchocorys orientalis* паразитирует на *Phleum phleoides* (L.) Karst. и, по-видимому, на некоторых других злаках. Материал фиксировали в смеси FAA и обрабатывали по общепринятой эмбриологической методике. Срезы толщиной 8—15 мкм окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранж G, в гвоздичном масле.

Семязачаток. Сформированный, готовый к оплодотворению, тенуинуцеллятный, унитегмальный, анакампилотропный (рис. 1, *A*). В завязи образуется от 6 до 14 семязачатков. Вскоре после оплодотворения каждый из них приобретает кампилотропное строение, с тем, однако, отличием от типично кампилотропных семязачатков, что место прикрепления семяножки к плаценте располагается значительно ближе к микропилярному его концу (Савченко, 1973). В развитии семязачатка *R. orientalis* мы находим некоторые черты, характерные для всех норичниковых. Однако уже до оплодотворения и особенно после него в семени можно наблюдать специфические особенности строения, присущие только представителям этого рода.

Семязачатки возникают на плаценте в виде немногоклеточных бугорков меристематической ткани, образованных главным образом клетками эпидермы и субэпидермы в результате ускорения антиклинальных делений на некоторых ее участках. Вскоре после образования бугорка — зачатка нуцеллуса — в его

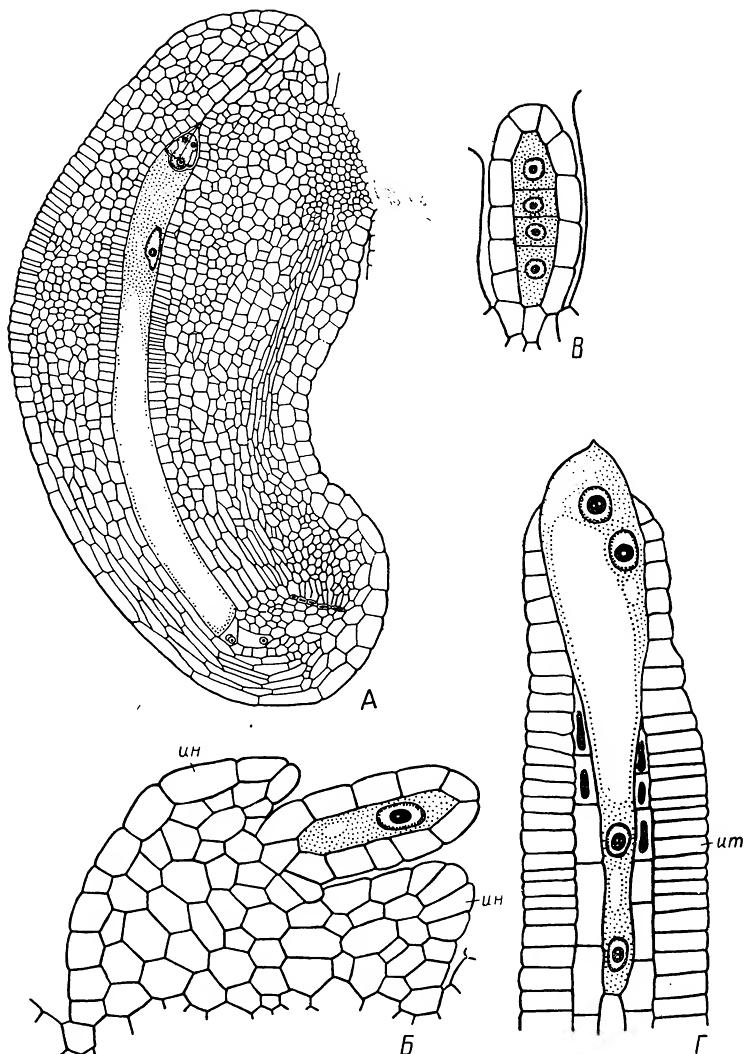


Рис. 1. Строение семязачатка, микроспорогенез и развитие зародышевого мешка *Rhynchocorys orientalis*.

А — сформированный семязачаток и зрелый зародышевый мешок; *Б* — семязачаток в период образования археспория и заложения интегумента; *В* — тетрада мегаспор; *Г* — 4-ядерный зародышевый мешок и начало образования интегументального тапетума (*ин* — интегумент, *ит* — интегументальный тапетум).

строении заметна асимметрия, приводящая затем к дорсивентральности семязачатка.

Почти одновременно с началом изгибания верхней части семязачатка одна из субэпидермальных клеток у его вершины увеличивается в размерах, и через некоторое время в ее форме и строении можно наблюдать характерные черты археспориальной клетки. Несколько позже на уровне базального конца археспориальной клетки происходит заложение интегумента в виде валика, окружающего нуцеллус (рис. 1, *Б*). Интегумент разрастается быстрее, чем нуцеллус, и вскоре полностью окружает последний, формируя микропиле.

Нельзя не отметить при этом некоторые особенности развития семязачатков у *R. orientalis* по сравнению с другими норичниковыми, например с наиболее полно изученными семязачатками *Pedicularis sylvatica* L. (Berg, 1954). Уже на ранних стадиях развития у семязачатка *R. orientalis* значительно активнее, чем у такового *P. sylvatica*, разрастается халазальная область. Это приводит к тому, что ко времени оплодотворения семязачаток *R. orientalis* имеет анакампилотропное строение в отличие от кампилотропного и даже, судя по рисункам R. Berg, гемикампилотропного семязачатка *P. sylvatica*. Кроме того, в семязачатках *R. orientalis* раньше и значительно энергичнее формируется однослойный инте-

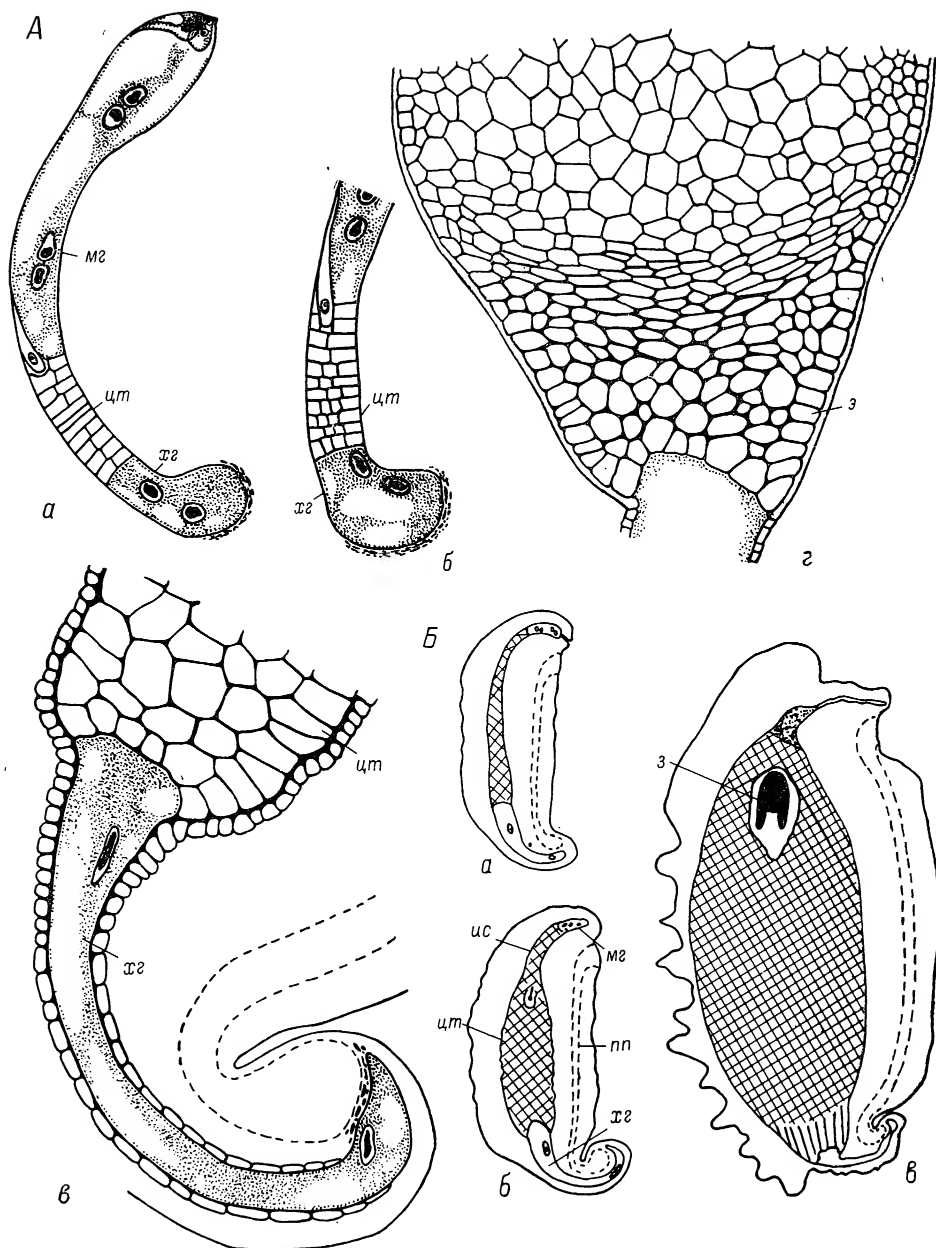


Рис. 2. Начальные стадии развития эндосперма, развитие халазальной гаустории и элайосомы *Rhynchocorys orientalis* (*А*) и развитие семязачатка и эндосперма *R. orientalis* после оплодотворения (*Б*, схематизировано).

А: *а* — гаустории и двойной ряд клеток центрального тела эндосперма; *б* — начало разрастания центрального тела эндосперма; *в* — сформированная халазальная гаустория с прилегающей частью эндосперма; *г* — начало дифференциации элайосомы (*мг* — микропилярная гаустория, *хг* — халазальная гаустория, *цт* — центральное тело эндосперма, *э* — элайосома); *Б*: *а—в* — последовательные этапы развития (*ис* — истмус, *з* — зародыш, *пп* — проводящий пучок).

гументальный тапетум. Ко времени образования 4-ядерного зародышевого мешка интегументальный тапетум формирует «цилиндр» не только вокруг разрастающегося зародышевого мешка, но и значительно ниже, в той части семязачатка, куда лишь позже будет врастать зародышевый мешок (рис. 1, *Г*).

Сформированный семязачаток *R. orientalis* в своей халазальной части имеет более сложное строение, нежели семязачатки других исследованных паразитных норичниковых (Berg, 1954; Arekal, 1963; Tiagi, 1966, и др.). В сросшейся с интегументом части фуникулуса семязачатка *R. orientalis* проходит прокамбиальный тяж, заканчивающийся в халазе зоной с относительно мелкими изо-

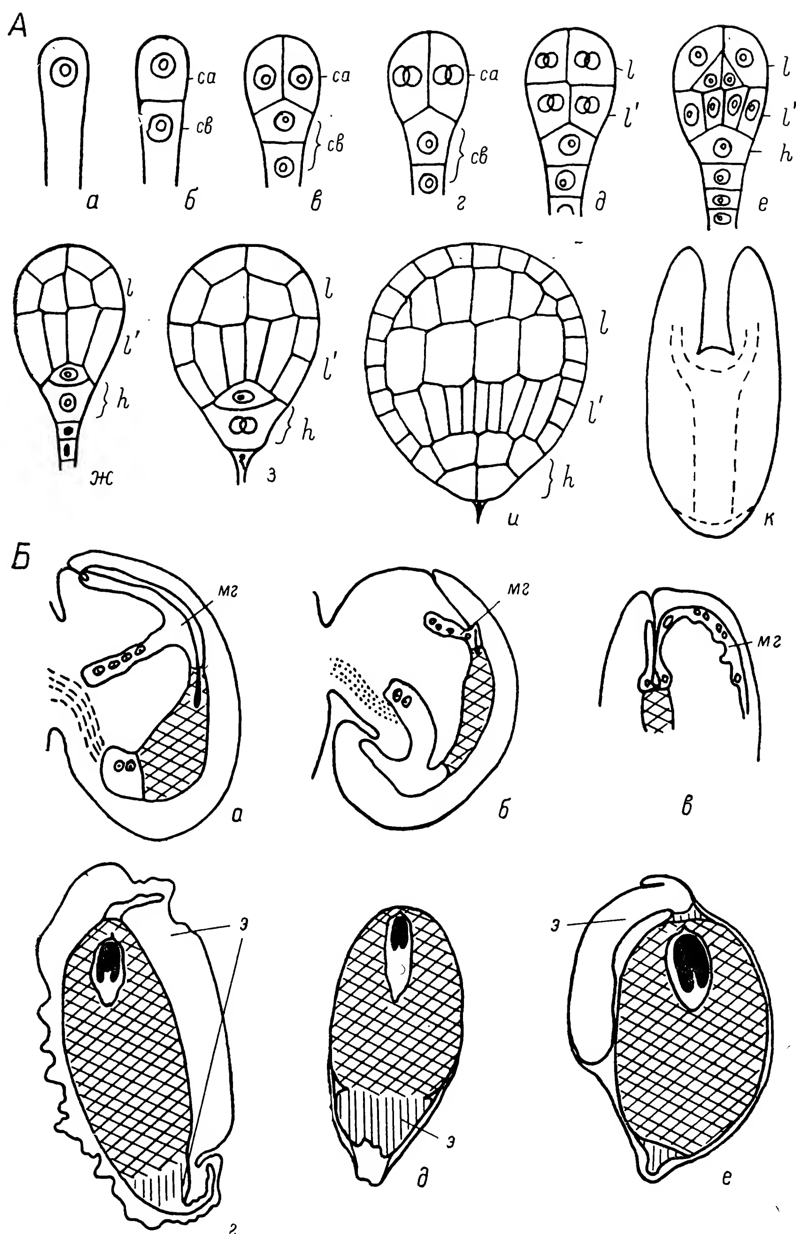


Рис. 3. Эмбриогенез и строение зрелого зародыша *Rhynchocorys orientalis* (*А*) и микропилярной гаустории и элайосомы у некоторых представителей подсем. *Rhynanthoideae* сем. *Scrophulariaceae* (*Б*).

А: *а—и* — последовательные этапы эмбриогенеза; *к* — строение зрелого зародыша (схематизировано); *Б*: *а* — *Tozzia alpina*, *б* — *Lathraea squamaria*, *в* — *Melampirum nemorosum*, *г* — *Rhynchocorys orientalis*, *д* — *Melampyrum* sp., *е* — *Pedicularis sylvatica*. Остальные обозначения, как на рис. 2.

диаметрическими, слабо паренхиматизированными клетками, одна часть которых позднее разрушается в зоне контакта с проводящим пучком, а другая — с растущим зародышевым мешком (рис. 1, *А*). Центральная и особенно халазальная части семязачатка выполнены активно растущими клетками интегумента.

Мегаспорогенез и зародышевый мешок. Как мы уже отметили, археспориальная клетка закладывается в семязачатке *R. orientalis* несколько раньше, чем начинает дифференцироваться интегумент. Она сильно разрастается и преобразуется в макроспороцит без отделения кроющей клетки. В результате мейоза формируется линейная тетрада мегаспор (рис. 1, *В*). В зародышевый мешок разрастается халазальная мегаспора; 4-ядерный зародыше-

вый мешок имеет характерное для норичниковых строение, с узкой, удлиненной, активно разрастающейся халазальной частью (рис. 1, *Г*).

Сформированный зародышевый мешок моноспорический, 7-клеточный, 8-ядерный (Polygonum-тип). Перед оплодотворением он имеет удлиненную и несколько изогнутую форму. Антиподы эфемерны. Полярные ядра сливаются перед оплодотворением. Оплодотворение двойное.

Эндосперм. Клеточный, с микропилярной и халазальной гаусториями. На довольно ранних этапах развития эндосперма (в период зиготической стадии зародыша) он представлен в центральной части длинным двойным рядом клеток, замыкающимся на халазальном конце 2-ядерной одноклеточной гаусторией, а на микропилярном — тоже одноклеточной, но 4-ядерной (рис. 2, *А*, *а*).

Развитие халазальной гаустории протекает обычным для многих норичниковых образом, с тем, однако, отличием, что она (как и у представителей рода *Melampyrum*) формирует в дальнейшем вместе с халазальной частью эндосперма элайосому (рис. 2, *А*, *б—г*).

Микропилярная гаустория в отличие от всех других изученных норичниковых из подсем. *Rhinanthoideae* не образует каких-либо дополнительных латеральных (как у *Pedicularis* и др.) или терминальных (как у *Euphrasia* или *Melampyrum*) выростов в направлении проводящего пучка семязачатка или в плацентарную ткань (рис. 2, *Б*, *а—в*).

Длинный двойной ряд клеток эндосперма в центральной части зародышевого мешка вскоре начинает дифференцироваться на центральное тело эндосперма и истмус («шейку»). Образование центрального тела начинается с усиления периклинальных делений в халазальной области эндосперма, примыкающей к гаустории (рис. 2, *А*, *б*). В дальнейшем центральное тело эндосперма приобретает все более овальную форму (рис. 2, *Б*, *а—в*). На определенном этапе развития поверхность эндосперма становится руминированной, но впоследствии снова выравнивается (рис. 2, *Б*, *б*, *в*). На более поздних этапах развития в эндосперме дифференцируются периферический алейроноподобный слой клеток и элайосома (рис. 2, *А*, *г*; *Б*, *в*).

Клетки сформированного эндосперма заполнены в основном жировыми образованиями. Характерной особенностью клеток его периферического слоя являются густая цитоплазма и значительно утолщенная наружная стенка (рис. 2, *А*, *г*). Клетки эндосперма, относящиеся к области элайосомы, постепенно приобретают гландулярный характер и резкую отграниченность от центрального тела эндосперма. Весь процесс становления элайосомы (рис. 2, *А*, *в*, *г*) сходен с тем, что B. Tiagi (1965) наблюдал у видов *Melampyrum*.

Зародыш. Зигота у *R. orientalis* долгое время остается в покое. После периода роста вдоль микропилярной гаустории она внедряется в шейку эндосперма (рис. 2, *А*, *а*, *б*). Поперечное деление в терминальном конце зиготы, внедрившейся в эндосперм, происходит уже после проникновения ее в центральное тело, в тот его участок, где в дальнейшем образуется зародыш.

Развитие зародыша, как у других норичниковых, протекает в полном соответствии с Onagrad-типом эмбриогенеза: Т-образная тетрада бластомеров, стадии квадрантов и октантов, дифференциация эмбриодермы, гипофиза, периблемы и плерома (рис. 3, *А*, *а—и*). Дифференциация инициалей гипофиза происходит путем, описанным З. И. Никитичевой (1966) для *Lathraea squamaria* L. Зрелый, дифференцированный на основные структуры зародыш располагается в микропилярной области семени, в полости, образованной абсорбированными зародышем клетками эндосперма (рис. 2, *Б*, *в*; 3, *А*, *к*).

Зрелое семя. Семя *R. orientalis* светло-коричневое, продолговатое, 3.0—3.5 мм длины и 1.5—1.6 мм ширины, на вершине закругленное, в основании тупо заостренное, имеет характерный скульптурный узор поверхности в виде глубоких продольных извилистых борозд, в глубине борозд поверхность семени сетчатая. Семяшов столбовидный (2.7×0.5 мм). Область семяшва выделяется ровной и более светлой поверхностью (рис. 1, *Б*), на концах которой видны два темных пятна: облитерированная конечная часть халазальной гаустории (с выступающим на поверхности семени ее содержимым) и подобное же образование (сливающееся с рубчиком) в микропилярной области семяшва. Семенной

рубчик (0.20×0.21 мм) почти округлой формы, темно-коричневый (рис. 4, *А*, *Б* — см. вклейку).

Центральную часть семени занимает эндосперм, в котором выделяются периферический слой (клетки меньших размеров с утолщенными наружными стенками и резко отличным содержимым). Халазальная область эндосперма представлена вместе со спавшимися остатками халазальной гаустории элайосомой (рис. 4, *В*). Облитерированные клетки, окружающие микропилярную и халазальную гаустории, дегенерируют, образуя тонкий бесформенный слой, выступающий на поверхности семени в виде темных пятен. Вместе с микропилярной гаусторией разрушается и область шейки эндосперма. Относительно мелкий, но дифференцированный на основные органы зародыш располагается у микропилярного конца семени (рис. 4, *Г*).

Обсуждение

По основным признакам развития семени *R. orientalis* сходен с остальными изученными представителями подсем. *Rhinanthoideae* сем. *Scrophulariaceae*: однопокровные, тенуинуцеллярные семязачатки с единственной археспориальной клеткой, непосредственно преобразующейся в мегаспороцит, моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа, выраженный интегументальный тапетум, клеточный эндосперм с терминальными гаусториями, Onagrad-тип эмбриогенеза.

От изученных представителей подсем. *R. orientalis* отличается прежде всего характером микропилярной гаустории, которая является удлиненным цилиндрическим образованием, полностью лишенным каких-либо выростов, столь характерных для других паразитных норичниковых: *Pedicularis* (Berg, 1954), *Melampurum*, (Arekal, 1963; Tiagi, 1965), *Rhinanthus* (Tiagi, 1966), *Lathraea* (Никитичева, 1966), *Tozzia* (Никитичева, Терехин, 1973) и др. Морфогенетически это связано, по-видимому, с весьма значительным разрастанием семязачатка в длину в период его развития после оплодотворения. В отличие от других изученных чужеядных норичниковых семязачаток *R. orientalis* перед оплодотворением имеет анакампилотропное строение. Вскоре после оплодотворения он преобразуется в оригинальный и довольно сложный по строению кампилотропный семязачаток (с характерным прикреплением семяножки к плаценте в микропилярной области).

Образование элайосомы из халазальной гаустории и прилегающей к ней части эндосперма происходит у *R. orientalis* весьма сходно с таковым у рода *Melampyrum*. У семян *Melampyrum* элайосома выделяется формой, цветом и фактурой поверхности халазального участка семени. В семенах *R. orientalis* элайосома маркируется морфологическими особенностями семяшва (более гладкой и светлой его поверхностью). Еще одной особенностью семян *R. orientalis* является выход на поверхность зрелого семени веществ, образующихся в микропилярной и халазальной гаусториях. Таким образом, семена *R. orientalis* дополнительно к визуальной маркировке элайосомы имеют, по-видимому, еще и аттрактанты химической природы.

По характеру и месту образования элайосомы семена *R. orientalis* весьма сходны с семенами видов рода *Melampyrum*, тогда как по внешнеморфологическим признакам элайосом они более сходны с семенами *Pedicularis sylvatica* (Berg, 1954). Заметим при этом, что элайосома в семенах *P. sylvatica* образуется из характерного выроста микропилярной гаустории (рис. 3, *Б*, *е*).

Интересно отметить также, что значительное развитие гаусторий или их выростов не всегда связано с формированием элайосом (*Tozzia*, *Lathraea*). Основная функция гаусторий — проведение питательных веществ в эндосперм. Участие в образовании элайосом — эволюционно вторичная функция гаусторий и эндосперма мирмекохорных видов норичниковых. Отсюда следует, что основные черты строения и образования эндоспермальных гаусторий норичниковых имеют большее значение в выяснении их филогенетических связей, нежели вторичные эволюционные преобразования, обусловленные мирмекохорией. Таким образом, изучения лишь внешней морфологии и строения зрелых семян недостаточно для выявления действительного родства норичниковых.

Приведенные выше результаты изучения семян *R. orientalis* и отчасти *R. elephas* (L.) Griseb. показывают, что род *Rhynchocorys* отличается по ряду признаков (некоторые черты организации семязачатка, особенности развития гаусторий эндосперма) от остальных изученных родов подсем. *Rhinanthoideae*. Для уточнения его происхождения и родственных связей в этом подсемействе необходимо более широкое эмбриолого-карпологическое изучение представителей чужеядных норичниковых из трибы *Rhinantheae*.

ЛИТЕРАТУРА

Никитичева З. И. К эмбриологии *Lathraea squamaria* L. (*Scrophulariaceae*). — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1607—1611. — *Никитичева З. И., Терехин Э. С.* К эмбриологии *Tozzia alpina* L. (*Scrophulariaceae*). — Бот. журн., 1973, т. 58, № 5, с. 679—691. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с. — *Arekal G. D.* Embryological studies in Canadian representatives of the tribe *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae*. — Canad. J. Bot., 1963, vol. 41, N 2, p. 267—302. — *Berg R. Y.* Development and dispersal of the seed of *Pedicularis silvatica*. — Nytt. Mag. Bot., 1954, vol. 2, p. 1—60. — *Thieret J. W.* The seed of *Veronica* and allied genera. — Lloydia, 1955, N 18, p. 37—45. — *Tiagi B.* Development of the seed and fruit in *Melampyrum nemorosum* L. and *M. arvense* L. — Canad. J. Bot., 1965, vol. 43, N 12, p. 1511—1521. — *Tiagi B.* Development of te seed and fruit in *Rhinanthus major* and *R. serotinus*. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 7, p. 645—652.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 XI 1982.

УДК 578.088/.581.481 : 582.772.2 : 581.543.6

Бот. журн., т. 69, № 6

Х. А. Алексеева, Н. В. Белицер

ИЗМЕНЕНИЕ ЛОКАЛИЗАЦИИ КИСЛОЙ ФОСФАТАЗЫ В ЗАРОДЫШАХ *ACER TATARICUM* (*ACERACEAE*) В ПРОЦЕССЕ НАРУШЕНИЯ ПОКОЯ СЕМЯН

H. A. ALEXEYEVA, N. V. BELITSER. CHANGE IN LOCALIZATION OF ACID PHOSPHATASE IN THE EMBRYOS OF *ACER TATARICUM* (*ACERACEAE*) IN THE COURSE OF BREAKING SEED DORMANCY

Методом электронно-микроскопической цитохимии исследовали локализацию кислой фосфатазы в клетках зародышей в ходе стратификации и прорастания семян, характеризующихся глубоким физиологическим покоем. Показано, что распределение фермента в компонентах цитоплазмы изменялось в зависимости от условий проращивания семян. В клетках корневого апекса сухих семян цитохимически выявляемая активность кислой фосфатазы практически отсутствовала, после 9 дней намачивания мелкие, редко встречающиеся гранулы продукта реакции Гомори были связаны с белковыми тельцами (вакуолями) и периплазмой. В течение 3 месяцев теплой (18—20° С), а также в начале холодной (0—3°) стратификации сохранялось в основном такое же распределение фермента, за исключением того, что электронноплотный преципитат постоянно обнаруживался в диктиосомах. К концу 3 месяцев пребывания семян на холоде клетки корневого апекса дали интенсивную реакцию на кислую фосфатазу. Сильная преципитация в виде плотных глыбок наблюдалась в клеточной оболочке и особенно в периплазме. Положительную реакцию на тест Гомори показали белковые вакуоли, диктиосомы, гранулярный эндоплазматический ретикулум и в несколько меньшей степени — ядро и гиалоплазма.

Прорастание семян и рост проростков сопровождаются изменением в метаболизме фосфорсодержащих соединений, важная роль в метаболизме принадлежит кислой фосфатазе (фосфомоноэстеразе). Этот фермент, в частности, принимает участие в мобилизации запасных веществ семени. Биохимическими методами обнаружено, что активность кислой фосфатазы в сухих и набухших семенах, не имеющих периода покоя, низка и значительно возрастает при прорастании (Arbestain, 1977). У семян, обладающих глубоким физиологическим покоем и требующих длительной холодной стратификации, в процессе прораста-

ния также повышается активность кислой фосфатазы. Это показано для *Malus domestica* L. и *Acer tataricum* L. (Lewak, Rudnicki, 1977; Полякова, 1981), причем у семян клена татарского, по данным Е. Н. Поляковой (1981), в течение 3 месяцев теплой стратификации, не приводящей к прорастанию, активность фермента практически не изменялась и оставалась приблизительно на том же уровне при индукции вторичного покоя. Внутриклеточное же распределение кислой фосфатазы в покоящихся семенах, а также находящихся в условиях, нарушающих покой, совершенно не исследовано.

Целью настоящей работы явилось изучение ультраструктурной локализации кислой фосфазаты в зародышах семян, имеющих период глубокого покоя, в процессе стратификации и прорастания.

Материал и методика

Исследование проводили на семенах клена татарского, которые являются классическим объектом с точки зрения явления покоя и наиболее хорошо изучены в этом отношении. Для нормального их прорастания необходимо длительное пребывание на холоде (Николаева, 1982). Семена стратифицировали в сфагнуме в течение 3 месяцев при двух температурных режимах: в тепле (18—20 °С) и на холоде (0—3°). Определение локализации кислой фосфатазы проводили в зародышах, изолированных из сухих, набухших (9 дней) семян, а также после 1.5 и 3 месяцев соответственно теплой и холодной стратификации. Исследовали клетки зоны корневого апекса.

При выявлении ультраструктурной локализации фермента использовали модификации «свинцового» метода Гомори с учетом дополнительных приемов, отработанных для растительных тканей (Poux, 1970; Coulomb, Coulon, 1971). Материал фиксировали 2.5%-ным раствором глутаральдегида, приготовленным на 0.1 М какодилатном буфере в течение 3 ч на холоде, затем тщательно промывали буферами с постепенным снижением pH растворов от 7.2 до 5.0. Инкубационная среда содержала 0.3% β-глицерофосфата натрия и 0.12% нитрата свинца в 0.05 М ацетатном буфере, pH 5.0. Продолжительность инкубации 30 мин при температуре 37°. Материал в контрольных пробах инкубировали без субстрата или с субстратом в присутствии 0.01 М фторида натрия (ингибитор кислой фосфатазы). В ряде случаев в качестве субстрата использовали *n*-нитрофенилфосфат (3 мМ). После промывки материал дофиксировали 1%-ным раствором четырехокиси осмия, обезвоживали в спиртах, переводили в пропиленоксид и заливали в эпон-аралдит. В электронном микроскопе Тесла БС-500 изучали ультратонкие срезы, неокрашенные и контрастированные цитратом свинца.

Результаты исследования

Локализацию кислой фосфатазы в клетках зародышей клена татарского отмечали по образованию электронноплотного преципитата (фосфат свинца) в местах ферментативной активности. Хорошая цитохимическая реакция на тест Гомори получена с применением в качестве субстрата β-глицерофосфата натрия; с ним и проводили основную работу по всем вариантам опыта. При использовании другого субстрата — *n*-нитрофенилфосфата — реакция была значительно слабее. В этом случае преципитат выявлялся главным образом в конце холодной стратификации (гранулярный эндоплазматический ретикулум (см. рис. 2, *2*), диктиосомы, гиалоплазма), когда, по литературным сведениям (Полякова, 1981), отмечена высокая активность фермента.

С у х и е и н а б у х ш и е с е м е н а. Электронно-микроскопическое изучение показало, что клетки корневого апекса зародышей сухих семян практически лишены продукта реакции Гомори на кислую фосфатазу (см. таблицу). Через 9 дней намачивания семян в воде обнаруживались мелкие одиночные, редко встречаемые гранулы фосфата свинца в белковых тельцах (вакуолях) и периплазматическом пространстве (рис. 1, *1*, стрелки — см. вклейку).

Т е п л а я с т р а т и ф и к а ц и я. В течение последующих 1.5 месяца теплой стратификации никаких видимых изменений в распределении ферментативной активности в клетках корневого апекса не отмечали, за исключением

Локализация кислой фосфатазы в клетках корневого апекса зародышей *Acer tataricum* в ходе стратификации семян

Температура стратификации, °С	Варианты опыта	Компоненты цитоплазмы							
		диктиосомы	эндоплазматический ретикулум	ядро	гиалоплазма	белковые тельца или вакуоли	клеточная оболочка	периплазматическое пространство	пластиды, митохондрии, липидные глобулы и другие
18—20	Сухие семена	—	—	—	—	—	—	—	—
	Набухшие (9 дней)	—	—	—	—	+	—	+	—
	1.5 месяца	+	—	—	—	+	—	+	—
	3 месяца	++	—	—	—	++	—	++	—
0—3	1.5 месяца	++	—	+	+	++	+	++	—
	3 месяца (непроросшие)	++	+++	++	++	++	++++	+++++	—
	3 месяца (наклюнувшиеся, длина 0.5 мм)	++	+++	++	++	++	++++	+++++	—

Примечание. Условная оценка преципитации продукта реакции Гомори. Преципитат: прочерк означает отсутствие; + — очень слабый, редко встречающийся в виде одиночных гранул; ++ — слабый мелкозернистый, постоянно присутствующий в органеллах; +++ — сильный мелкозернистый, диффузный; ++++ — сильный в виде мелких и средних глыбок; +++++ — сильный в виде крупных глыбок.

того, что диктиосомы изредка давали положительную реакцию на тест Гомори. После 3 месяцев интенсивность преципитации в белковых тельцах (вакуолях) и периплазме была несколько выше по сравнению с начальными этапами стратификации (рис. 1, *2*). Кроме того, электронноплотный преципитат здесь чаще обнаруживался в диктиосомах.

Холодная стратификация. В течение 1.5 месяца выдерживания семян на холоде наблюдали в основном такую же локализацию кислой фосфатазы, как и после 3 месяцев воздействия теплом, за исключением того, что диффузный мелкогранулярный преципитат иногда обнаруживался в клеточной оболочке, ядре и гиалоплазме. В конце 3 месяца холодной стратификации клетки корневого апекса зародышей клена татарского дали интенсивную цитохимическую реакцию на тест Гомори (см. таблицу). Сильная преципитация в виде многочисленных глыбок разной величины наблюдалась в периплазматическом пространстве и в несколько меньшей степени — в клеточной оболочке (рис. 2, *1*, *3* — см. вклейку). Положительную реакцию на кислую фосфатазу показали диктиосомы, белковые вакуоли, ядро и гиалоплазма (рис. 2, *3*). В отличие от других вариантов опыта преципитат здесь стабильно выявлялся в цистернах гранулярного эндоплазматического ретикулума (рис. 2, *2*).

При удалении субстрата из инкубационной среды контрольные пробы во всех вариантах опыта давали негативную реакцию на тест Гомори. Исключение составили плазмодесмы, в которых часто обнаруживался темный осадок.

Обращают на себя внимание данные, полученные в вариантах с внесением фторида натрия. Так, например, если зародыши после 3 месяцев холода инкубировали в полной смеси Гомори в присутствии фторида натрия, то этот ингибитор подавлял активность кислой фосфатазы в клеточной оболочке и периплазме (продукт цитохимической реакции в них отсутствует) и частично подавлял активность диффузной цитоплазматической фосфатазы, но не затрагивал кислой фосфатазы, локализованной в диктиосомах и эндоплазматическом ретикулуме (рис. 1, *3*). Это обстоятельство указывает на существование в семенах клена татарского перед прорастанием по крайней мере двух кислых фосфатаз, использующих β-глицерофосфат натрия как субстрат, но по-разному чувствительных к ингибитору.

Обсуждение

К настоящему времени в семенах обнаружено несколько изоферментов кислой фосфатазы, имеющих разную компартментацию в пределах клетки и различающихся по субстратной специфичности (Felipe e. a., 1979; Yamagata e. a., 1979). Из них широко известна и наиболее изучена так называемая маркерная лизосомная кислая фосфатаза. Проведенное исследование показало, что ультраструктурная локализация этого фермента в зародышах клена татарского изменялась в зависимости от условий и длительности стратификации семян. На основании характера распределения продукта реакции Гомори можно заключить, что в сухих и набухших семенах активность кислой фосфатазы или отсутствовала или едва улавливалась в белковых тельцах и периплазме. В ходе теплой стратификации, не приводящей к прорастанию, активность была на низком уровне, продукт цитохимической реакции выявлялся здесь в виде мелкого диффузного преципитата в ограниченном числе клеточных компонентов (белковые вакуоли, диктиосомы, периплазма). В условиях холодной стратификации, прерывающей покой семян, наблюдалась наиболее высокая β-глицерофосфатазная активность. Об этом свидетельствуют увеличение как числа компонентов цитоплазмы, содержащих фермент (гиалоплазма, ядро, клеточная оболочка, эндоплазматический ретикулум), так и интенсивности преципитации в клеточной оболочке и периплазматическом пространстве.

Таким образом, данные цитохимического исследования не только подтверждают имеющиеся в литературе биохимические сведения об увеличении активности кислой фосфатазы при выходе семян из состояния покоя (Lewak, Rudnicki, 1977; Полякова, 1981), но и позволяют предположить, что в покоящихся семенах активность фермента может подавляться (аналогично действию фторида натрия) ингибиторами прорастания, такими как абсцизовая кислота (Петрова, 1976). По мере устранения ингибиторного действия при выдерживании семян на холоде активность имеющегося фермента возрастает, что выражается в увеличении как продукта реакции Гомори в клеточной оболочке и периплазматическом пространстве, так и числа органелл, обнаруживающих ферментативную активность.

Кроме того, в конце холодной стратификации, перед прорастанием, по-видимому, начинается и синтез кислой фосфатазы, который, как свидетельствуют литературные данные (Pyliotis e. a., 1979), может стимулироваться гиббереллином. На синтез этого фермента указывает появление стабильной преципитации продукта цитохимической реакции в цистернах гранулярного эндоплазматического ретикулума (рис. 2, *2*). В течение холодной стратификации увеличивается также и содержание гиббереллинов в семенах клена татарского (Далецкая, 1980).

Результаты изучения ультраструктурной локализации β-глицерофосфатазной активности в семенах клена татарского в основном согласуются с имеющимися литературными данными, полученными на световом и электронно-микроскопическом уровнях, по распределению ее в клетках и тканях прорастающих семян других растений (Poux, 1970; Sexton e. a., 1971; Felipe e. a., 1979, и др.). Морфологическая целостность клеточных мембран и анализ данных контрольных вариантов дают основание считать, что обнаруженная нами локализация фермента в ядре и гиалоплазме под влиянием холода, наличие которой иногда подвергается сомнению в цитохимической литературе, действительно имеет место.

Сильная преципитация продукта реакции Гомори в конце холодной стратификации, в частности в клеточной оболочке и особенно в периплазматическом пространстве, может указывать на важную роль кислой фосфатазы в метаболизме веществ клеточной оболочки, в межклеточном транспорте веществ, в передвижении веществ через мембраны (Whittam, Wheeler, 1970; Хавкин, 1977; Labovitch, 1981, и др.), а также свидетельствовать об участии этого фермента в процессах деления, роста и дифференциации клеток корневого апекса (Beneš, Opatrná, 1964; Felipe e. a., 1979; Gahan, 1981, и др.) при выходе семян из состояния покоя. Полученные данные, кроме того, показывают, что изменение локализации кислой фосфатазы в клетках корневого апекса происходит еще до появления внешних признаков роста зародышей.

ЛИТЕРАТУРА

Далецкая Т. В. Динамика гиббереллинов в семенах клена татарского в зависимости от температурных условий стратификации и проращивания. — Физиол. раст., 1980, т. 27, № 1, с. 113—120. — *Николаева М. Г.* Покой семян. — В кн.: Физиология семян. М.: Наука, 1982, с. 125—180. — *Петрова В. Н.* Абсцизовая кислота — гормон растений. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 1004—1016. — *Полякова Е. Н.* Активность ферментов при нарушении покоя и прорастании семян. — В кн.: Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981, с. 137—148. — *Хавкин Э. Е.* Формирование метаболических систем в растущих клетках растений. Новосибирск: Наука, 1977. 220 с. — *Arbestain R. J.* Relación entre el contenido de fosfatasa ácida y la capacidad germinativa en semillas de diferentes especies. — Circ. farm., 1977, vol. 35, N 256, p. 341—355. — *Beneš K.*, *Opatrná J.* Localization of acid phosphatase in the differentiating root meristem. — Biol. Plant., 1964, vol. 6, N 1, p. 8—16. — *Coulomb P.*, *Coulon J.* Fonctions de l'appareil de Golgi dans les méristèmes rediculaires de la Courge (*Cucurbita pepo* L., Cucurbitacée). — J. Microscopie, 1971, t. 10, N 2, p. 203—214. — *Felipe M. R.*, *Pozuelo J. M.*, *Cintas A. M.* Acid phosphatase localization at the surface of young corn roots. — Agrochimica, 1979, vol. 23, N 2, p. 143—151. — *Gahan P. B.* An early cytochemical marker of commitment to stelar differentiation in meristems from dicotyledonous plants. — Ann. Bot., 1981, vol. 48, N 6, p. 769—775. — *Labovitch J. M.* Cell wall turnover in plant development. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1981, vol. 32, p. 385—406. — *Lewak S.*, *Rudnicki R. M.* After-ripening in cold-requiring seeds. — In: The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination. Ed. A. A. Khan. Amsterdam etc., 1977, p. 193—213. — *Poux N.* Localisation d'activités enzymatiques dans le méristème radiculaire de *Cucumis sativus* L. III. Activité phosphatasique acide. — J. Microscopie, 1970, t. 9, N 3, p. 407—434. — *Pyliotis N. A.*, *Ashford A. E.*, *Whitecross M. J.*, *Jacobsen J. V.* Localization of gibberellic acid-induced acid phosphatase activity in the endoplasmic reticulum of barley aleurone cells with the electron microscope. — Planta, 1979, vol. 147, N 2, p. 134—140. — *Sexton R.*, *Cronshaw J.*, *Hall J. L.* A study of the biochemistry and cytochemical localization of β-glycerophosphatase activity in root tips of maize and pea. — Protoplasma, 1971, vol. 73, N 3—4, p. 417—441. — *Whittam R.*, *Wheeler K. P.* Transport across cell membranes. — Ann. Rev. Physiol., 1970, vol. 32, p. 21—60. — *Yamagata H.*, *Tanaka K.*, *Kasai Z.* Isoenzymes of acid phosphatase in aleurone particles of rice grains and their interconversion. — Agricult. and Biolog. Chemistry, 1979, vol. 43, N 10, p. 2059—2061.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев.

Получено 1 VI 1983.

УДК 582.736—114.2 (517.3) Бот. журн., т. 69, № 6

З. Г. Беспалова, И. В. Борисова, М. Н. Калесник

ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ МОНГОЛЬСКИХ ВИДОВ РОДА *CARAGANA* (*FABACEAE*)

Z. G. BESPALOVA, I. V. BORISSOVA, M. N. KALESNIK. GERMINATIVE CAPACITY AND THE CHARACTER OF SEED GERMINATION IN SOME MONGOLIAN SPECIES OF THE GENUS *CARAGANA* (*FABACEAE*)

Изучены всхожесть семян пяти и характер прорастания трех видов рода *Caragana*.[1] Они образуют семена двух типов: мягкие и полутвердые, преобладают первые. Прорастание происходит в широком диапазоне температур — от 10 до 25 °С. При низких температурах (0—3, 5—6°) семена в течение месяца не прорастают. Лабораторная всхожесть свежесобранных и хранившихся различные сроки семян разная, однако характер их прорастания примерно одинаков.

Караганы в сухих и пустынных степях Монголии — очень характерные растения. Они образуют караганово-злаковые сообщества (Комаров, 1908; Юнатов, 1950, 1954; Герасимов, Лавренко, 1952; Лавренко, 1978; Грубов, Юнатов, 1952; Ч. Санчир, 1974). Из основных представителей наиболее широко распространены на севере страны, в сухих степях, *Caragana microphylla* (Pall.)

---

[1] По материалам Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

Lam., южнее, в сухих и переходных к пустынным степям, — *C. pygmaea* (L.) DC. На востоке последнюю замещает *C. stenophylla* Pojark. В пустынностепной и пустынной зонах произрастает *C. leucophloea* Pojark., а на песках, преимущественно в пустынных степях, — *C. davazamcii* Sancz. (Ч. Санчир, 1974). По наблюдениям А. А. Юнатова (1950), местообитания караган характеризуются повышенной щебнистостью или опесчаненностью верхних горизонтов почвы.

Все перечисленные виды — геоксильные кустарники различной высоты: от 0.4—0.8 (*C. microphylla*, *C. pygmaea*) до 1—2 (*C. leucophloea*, *C. davazamcii*) м, образующие куртины от нескольких дециметров (*C. pygmaea*) до 2 м и более (*C. microphylla*) в диаметре, благодаря наличию подземных (гипогеогенных) горизонтальных корневищ (Лавренко, 1951), или ксилоризомов (по: Т. Г. Дервиз-Соколова, 1966).

Караганы — пастбищные растения. Скот поедает в основном однолетние побеги и особенно охотно — цветки только в периоды бескормицы, так как по сравнению с травами караганы представляют собой грубые корма (Юнатов, 1954; Ч. Санчир, 1974). Они очень декоративны и со временем несомненно займут достойное место в озеленении городов и поселков Монголии.

Караганы, несмотря на хорошую способность к вегетативному разрастанию, размножаются и семенным путем. Всхожесть и характер прорастания семян представителей рода *Caragana* изучены слабо. Больше всего сведений имеется о семенах караганы древовидной *C. arborescens* Lam. Она являлась объектом изучения воздействия на семена теплой и холодной стратификации, повышающей активность ферментов и расширяющей диапазон температуры прорастания (Ивановская, 1951; Заборовский, 1963; Николаева, Янкелевич, 1979). C. H. Lindquist (1960) отмечает, что стратификация при температуре 5 °C в течение 15 дней во влажном песке (оптимальная влажность субстрата 5—10%) способствует прорастанию 95% всех семян за 25 дней. Режим освещенности почти не влияет на скорость прорастания (Cram, Lindquist, 1963). По свидетельству А. Д. Барыльниковой (1970), наибольшую всхожесть и энергию прорастания семена *C. arborescens* имеют в первые 3 года, затем эти показатели резко снижаются. Недозрелые семена караганы древовидной долго сохраняют жизнеспособность и имеют почти 50-процентную всхожесть (Гордеева Т. Н., 1939).

Для *C. arborescens* установлена оптимальная глубина заделки семян (1.5 см), но ей также свойственно хорошее поверхностное прорастание в увлажняемом грунте теплиц (Ивановская, 1951), что, на наш взгляд, является свидетельством более влажных условий предполагаемой прародины этого древнего вида.

Объектом биохимических исследований семян караганы также стала *C. arborescens*. Изучение состава белков выявило преобладание в глобулинах высокомолекулярного легумина, что подтверждает филогенетическую древность этого вида (Шеметайте, 1961).

Данные по семенному возобновлению других видов рода *Caragana* в основном сводятся к констатации типа прорастания (надземного или подземного) и свойства образовывать твердые семена. Так, в результате опытов по проращиванию семян ряда киргизских караган установлено, что филогенетически более древним видам с перистыми листьями (*C. pleiophylla* (Regel) Pojark., *C. pruinosa* Kom., *C. jubata* (Pall.) Poir.) свойствен и более древний для бобовых надземный тип прорастания, а караганам с пальчатыми листьями (*C. laeta* Kom., *C. kirghisorum* Pojark., *C. camilli-schneideri* Kom.) — подземный (Козлечков, 1965).

Собственно о всхожести и характере прорастания имеются лишь отрывочные сведения. В частности, выявлена необходимость стратификации для образующей твердые семена *C. jubata* (Замятнин, Сухорукова, 1969), произрастающей и в высокогорных районах Монголии. В условиях холодной оранжереи прорастает лишь около 30% свежесобранных ее семян, а в грунте даже через год после посева — не более 50%. Хорошая всхожесть в почве и в лабораторных условиях, отсутствие твердосемянности характерны для *C. frutex* (L.) C. Koch — одного из древних видов караган с подземным типом прорастания, имеющим, по-видимому, вторичный характер (Барыкина, Мазур, 1970).

Некоторым монгольским видам караган свойственны активное прорастание и высокая всхожесть их семян как в благоприятных природных, так и в лабораторных условиях. Взрывной характер прорастания присущ свежесобранным семенам *C. bungei* Ledeb., *C. davazamcii* (Беспалова и др., 1980). Всхожесть семян *C. microphylla* и *C. pygmaea*, собранных в сухих степях во влажные годы, достигала 99—100% (Борисова, 1974). Указания на всхожесть семян некоторых видов монгольских караган содержатся также в работе Ч. Санчира (1974).

Нами изучены всхожесть и характер прорастания 3 видов караган: *C. microphylla*, *C. pygmaea*, *C. stenophylla*, произрастающих в сухих степях окрестностей сомона Унджул (Центральный аймак). Кроме того, выявлена всхожесть еще 2 видов: *C. leucophloea* и *C. davazamcii*, семена которых были собраны в пустынных степях: горы Гурван-Сайхан (Гобийский Алтай) и урочище Денгийн-Ховол (сомон Булган, Южно-Гобийский аймак).

Проращивание семян проводили в лабораторных условиях при комнатной температуре 20—25 °C, а также в других температурных режимах (0—3, 5—6, 10, 15—16, 20, 20—25°) в чашках Петри на ложе из фильтровальной бумаги, смоченной обычной водой. Число семян в пробе — 50 (25), повторность 2—4-кратная. Учитывали долю (%) проросших семян за 3, 5, 7 и 10 дней от начала опыта. По этим показателям, а также по общей продолжительности прорастания можно было судить о характере (типе) прорастания семян. Как свежесобранные, так и хранившиеся (в лабораторных условиях) разные сроки семена проращивали не регулярно, так как эту работу выполняли не специально, а наряду с другими биолого-морфологическими и геоботаническими исследованиями. Данных по прорастанию семян степных растений еще очень мало, поэтому мы сочли возможным опубликовать полученные нами материалы.

Природные условия участков сомона Унджул, где в основном собирали семена, охарактеризованы в статье Т. К. Гордеевой и др. (1977). Все изученные караганы по времени цветения являются весенними (*C. davazamcii*, *C. microphylla*) и весенне-раннелетними (*C. pygmaea*, *C. stenophylla*, *C. leucophloea*) растениями (Беспалова, 1974; Ч. Санчир, 1974; Попова, Ж. Санжид, 1981). Созревание и осыпание семян происходят в конце июля—августе, но в 1973 и 1976 гг. семенное возобновление не наблюдалось. Единичные всходы (0.8—1.0 экз./м^2) были отмечены Т. А. Поповой и Ж. Санжидом (устное сообщение) только в 1974 г., но в следующем сухом 1975 г. всходы погибли.[2] В связи с этим интересно было проверить всхожесть семян.

Как оказалось, всхожесть свежесобранных семян караган зависит от времени их сбора, т. е. от степени спелости. Так, в 1975 г. (сухом), когда караганы цвели и плодоносили несколько ранее обычного, в два срока — 19 и 30 июля, в окрестностях сомона Унджул Т. И. Казанцева собрала семена *C. microphylla*. Семена первого срока в нашем опыте не проросли совсем, а у семян второго срока всхожесть составила 60%. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что в отличие от других дикорастущих бобовых (Ракова, 1973, 1975), зеленые семена которых (II фаза спелости, по Раковой) хорошо прорастают, все виды караган

ТАБЛИЦА 1

Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян трех видов караганы

Вид	Продолжительность опыта	Начало прорастания, дни	Прорастание, процент на день			Всхожесть, %
			3-й	5-й	7-й	
Caragana davazamcii	14	1-й	75	95	95	96
C. microphylla	7	1-й	72	97	100	100
C. stenophylla	9	2-й	82	98	99	99

Примечание. Проращивание проводилось при комнатной температуре.

[2] По сведениям И. А. Грудзинской (1960), массовые всходы *C. arborescens* появляются в Деркуле (бывшая Луганская обл.) в середине июля. Это свидетельствует о том, что она сохраняет ритмику прорастания, свойственную караганам Центральной Азии, где осадки выпадают не весной, а в середине лета.

ведут себя по-разному. Зеленые семена *C. microphylla* и *C. pygmaea* совсем не дают проростков, у *C. davazamcii* они прорастают все, а у *C. leucophloea* прорастают, но несколько хуже, чем более спелые, желтые по окраске семена.

Спелые свежесобранные семена (коричневые) прорастают у разных видов быстро и почти все (табл. 1), так как кожура их пока еще водопроницаема. И только постепенно, по мере подсыхания, одна часть семян приобретает твердость, а другая (бóльшая) остается в мягком состоянии.

Твердосемянность, по А. В. Попцову (1976), — особый тип органического покоя семян. Это состояние динамическое, т. е. (в данном случае) обратимое. Подобно семенам других представителей семейства бобовых (Крокер, Бартон, 1955; Николаева, 1967; Попцов, 1976, и мн. др.) твердые семена караган обладают способностью приобретать проницаемость кожуры через различные сроки после созревания и подсыхания. Это весьма важная особенность для сохранения и продления жизни вида в фитоценозе.

Потеря свойства твердосемянности регулируется факторами внешней среды (Попцов, 1976), причем основным фактором, выводящим семена из состояния покоя, по мнению этого автора, являются температурные воздействия. Опыт, проведенный З. Г. Беспаловой по проращиванию семян 3 видов караганы (сбор 1973 г.) в разных температурных режимах (табл. 2), по нашему мнению, подтверждает это.

ТАБЛИЦА 2

Всхожесть и характер прорастания семян различных видов караганы в разных температурных условиях (семена 1973 г., Унджул)

Вид	Срок хранения, мес.	Температура, °C		Продолжительность опыта, дни	Начало прорастания, день	Прорастание, процент на день				Всхожесть, %	
		начало опыта	продолжение опыта			3-й	5-й	7-й	10-й	в опыте	общая
Caragana microphylla	10	0—3		30	Не проросли	0	0	0	0	0	80
			20	50	2	38	42	50	52	80	
	10	5—6		30	27	0	0	0	0	12	96
			20	50	2	46	50	50	60	84	
	10	10		30	6	0	0	6	28	60	92
			20	50	2	2	4	4	6	32	
	10	15—16		30	6	0	0	26	50	56	80
			20	20	4	0	2	2	2	24	
	20	20—25		40	2	7	41	65	81	95	95
C. stenophylla	10	0—3		30	Не проросли	0	0	0	0	0	87
			10	45	3	16	70	84	86	87	
	10	0—3		30	Не проросли	0	0	0	0	0	78
			20	50	2	34	44	58	64	78	
	10	5—6		30	Не проросли	0	0	0	0	0	88
			20	50	3	68	72	72	78	88	
	10	10		30	5	0	13	29	40	74	96
			20	50	2	2	4	6	8	22	
	10	15—16		30	2	2	36	58	64	82	88
			20	20	2	2	2	2	6	6	
	20	20—25		45	4	0	37	47	77	95	95
C. pygmaea	10	0—3		30	Не проросли	0	0	0	0	0	77
			10	50	3	30	62	68	71	77	
	10	0—3		30	Не проросли	0	0	0	0	0	64
			20	45	2	26	28	32	34	64	
	10	5—6		30	Не проросли	0	0	0	0	0	90
			20	50	3	64	70	70	76	90	
	10	15—16		30	3	2	30	48	54	76	90
			20	50	2	1	3	3	7	14	
	20	20—25		45	3	6	20	42	59	84	84

В течение месяца семена проращивали при низкой и относительно низкой температуре: 0—3, 5—6, 15—16°, а затем они были перенесены на 20—50 дней (в зависимости от хода прорастания) в другие температурные условия: 10 или 20°.

Оказалось, что при температуре 0—3 и 5—6° в течение месяца семена *C. pygmaea* и *C. stenophylla* совсем не прорастают, а у *C. microphylla* слабое прорастание намечается только на 27-й день. Однако за это время семена практически проходят стратификацию, поэтому перенесение их в условия более высокой температуры вызывает активизацию прорастания (табл. 2). Оно начинается на 2—3-й день: 50% семян *C. microphylla* прорастают уже за 5—7, более южных видов — *C. pygmaea* и *C. stenophylla* — за 3—4 (5) дня. Интересно, что при перенесении в другие условия бо́льшая разница в температуре по сравнению с меньшей несколько снижает энергию прорастания, особенно у *C. pygmaea*, и уменьшает всхожесть семян (почти за тот же период времени).

При температуре 10° прорастание начинается на 5—6-й день, и в течение месяца всхожесть достигает 60—74%. В этом случае 50% семян прорастают уже за более длительный период времени, чем в предыдущем опыте (более 10 дней). При перенесении в другие температурные условия (20°) происходит постепенное прорастание оставшихся семян.

Температура 15—16°, по-видимому, является оптимальной для семян *C. pygmaea* и *C. stenophylla*, так как 50% их прорастают уже за 6—7, а у *C. microphylla* — за 10 дней. Более высокая температура 20—25° несколько ускоряет этот процесс только у семян *C. microphylla*.

Таким образом, прорастание семян различных видов караганы наблюдается в довольно широком диапазоне температур — от 10 до 25°. Низкие температуры значительно задерживают прорастание, высокие стимулируют его, оптимальные — 15—16 (25)°. Мы считаем, что наши исследования на примере караган подтвердили мнение некоторых авторов (Мисник, 1949; Овеснов, Волкова, 1961, цит. по: Попцов, 1976) о благоприятном влиянии стратификации на всхожесть семян ряда бобовых независимо от наличия у некоторых из них твердосемянности. Близкие результаты были получены М. Г. Николаевой и Б. Б. Янкелевич (1979) при проращивании не имеющих покоя семян *C. arborescens*. От изученных нами караган она отличается лишь тем, что при 10° прорастание семян почти не наблюдалось.

Опыты по изучению всхожести и характера прорастания караган и изменения их по мере хранения в лабораторных условиях проведены при температуре 20—25°. Интересно, что всхожесть семян *C. microphylla* после 5 лет хранения, поставленных на прорастание весной (май), была ниже, чем проращивавшихся летом (июль), — соответственно 56 и 92%. Это скорее всего объясняется тем, что в Монголии весна обычно сухая и нет условий для прорастания семян, осадки выпадают в летнее время, а всходы караганы появляются в конце лета — начале осени. Значит, у караган, как и у других степных растений (Беспалова, Борисова, 1979), наблюдаются сезонные различия во всхожести семян.

ТАБЛИЦА 3

Изменение всхожести семян различных видов караганы по мере их хранения

Вид	Год сбора семян	Срок хранения, мес.	Всхожесть, %	Вид	Год сбора семян	Срок хранения, мес.	Всхожесть, %
Caragana microphylla	1973	Свежие	100	*C. stenophylla*	1973	Свежие	99 (1)
		20	95			20	95 (5)
		30	74 (8)		1975	10	37 (63)
		33	98 (2)			72	74
		78	80			84	78
		102	80		1976	36	97
	1975	10	64 (10)	*C. pygmaea*	1970	2	71 (29)
		72	57		1973	20	84
	1976	36	85			102	95
		60	92		1976	36	57
		78	61	*C. leucophloea*	1970	2	69 (31)

Примечание. Свежесобранные семена *C. pygmaea* сбора 1970 г. (очень сухого) проросли все, но выборка была мала (10 семян). В скобках указан процент твердых семян.

Семена караган, как и других бобовых, очень долго сохраняют высокую всхожесть (табл. 3).[3] Максимальную длительность их жизни установить не удалось. Через 8.5 лет семена *C. microphylla* (сбор 1973 г.) имели всхожесть 80, *C. pygmaea* — 95%. По мере хранения, уже через 20 месяцев, энергия прорастания семян по сравнению с таковой у свежесобранных снизилась (в скобках указана всхожесть свежесобранных семян):

Вид	Прорастание, процент на день		
	5-й	7-й	10-й
C. microphylla	41 (97)	65 (100)	81
C. stenophylla	37 (98)	47 (99)	77 (99)
C. pygmaea	20 (100)	42	59

С годами общая продолжительность прорастания образца семян сначала удлиняется (до какого-то определенного времени, не одинакового для изученных видов караган и семян одного вида, но разных лет сбора), а затем сокращается, когда большинство или все семена переходят в состояние мягких. Длительность периода (длина волны) от взрывного типа прорастания свежесобранных до ускоренного хранившихся семян (когда все они становятся мягкими) зависит от качества семян (начальной степени их твердосемянности). Так, у семян *C. microphylla* через 6.5 лет продолжительность прорастания увеличилась более чем в 10 раз. Однако характер хода прорастания в общих чертах сохранился (см. рисунок): быстро прорастала половина или бóльшая часть семян (мягкие), остальные (твердые) небольшими порциями или по одному — через различные по длине промежутки времени. Это хорошо прослеживается на примере прорастания семян *C. microphylla* сбора 1973 г. (продолжительность прорастания и дни, когда проросло 50 и 80% семян, в данном случае подсчитаны не от начала опыта, а с момента прорастания):

Сроки хранения, мес.	Продолжительность прорастания семян, дни			Всхожесть, %
	50% семян	80% семян	общая	
Свежие	2	4	6	100
20	4.5	8.5	34	95.5
33	4.5	8	42	96
78	4.5	65	65	80

Подобный характер прорастания отмечен И. А. Райковой (1962) у двух видов памирских астрагалов.[4] О наличии у бобовых легко набухающих быстро прорастающих (мягких) и не набухающих, длительное время не дающих проростков (твердых) семян имеются наблюдения и у других исследователей (Шаин, 1950; Левина, 1967; Левина и др., 1972; Баранникова, 1972).

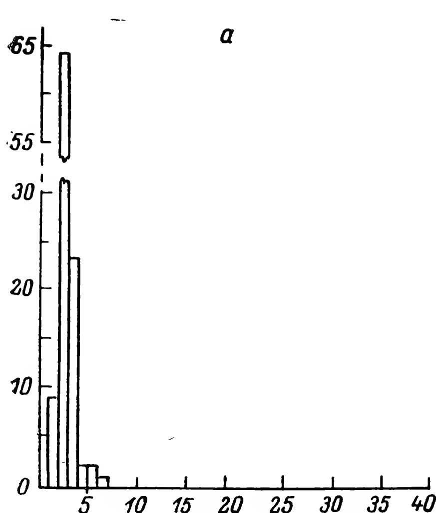
По нашему мнению, характер прорастания семян, выявленный у разных монгольских видов караган, свидетельствует о наличии у них двух типов семян: твердых и мягких, причем значительно преобладают последние. Прорастание мягких проходит по «нормальному» типу (по Попцову, 1949, 1971, 1976), т. е. быстро и дружно; прорастание твердых семян по мере хранения (высыхания) все более замедляется,[5] им свойствен «затрудненный тип прорастания» (по Попцову, 1965). Степень твердосемянности у разных видов караган, особенно в различные по метеорологическим условиям годы, не одинакова, но в целом у изученных видов — небольшая по сравнению с другими бобовыми. Возможно, это связано с тем, что семена, с которыми была проведена основная работа, собраны во влажные годы (1973, 1976), а, как известно, в сухие годы образуется больше твердых семян, чем во влажные. Всхожесть семян *C. microphylla*, *C. stenophylla* и *C. leucophloea*, собранных в сухие годы (1970, 1975), действительно была более низкой, чем во влажные (табл. 3). И все-таки, быть может, правиль-

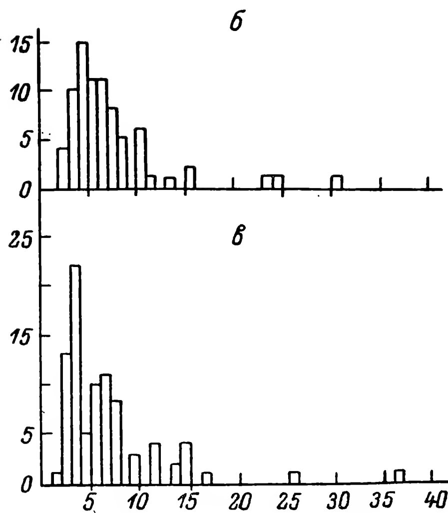
---

[3] *C. leucophloea* и *C. davazamcii* в этом отношении еще не изучены. Возможно, они отличаются от северных монгольских караган большей степенью твердосемянности.

[4] У представителей других семейств также встречается подобный тип прорастания семян, например у *Thymus marschallianus* Willd. из сем. *Lamiaceae* (Гогина, 1975).

[5] При надпиливании кожуры эти семена все прорастают на 2-й день.





Характер прорастания семян *Caragana microphylla*.

а — свежесобранные семена 1973 г., *б* — 3-летние сбора 1976 г., *в* — 5-летние сбора 1976 г.; *по оси абсцисс* — продолжительность опыта, дни; *по оси ординат* — число проросших семян, %.

нее «твердые» семена монгольских видов караган считать «полутвердыми»? В благоприятных условиях они прорастают не годами, как у других бобовых, а всего в течение 1.5—2 месяцев и несколько более, т. е. довольно быстро переходят в состояние мягких. Чтобы ответить на этот вопрос окончательно, необходимы специальные наблюдения.

ЛИТЕРАТУРА

Баранникова Э. Э. Экология семенного размножения некоторых видов рода *Hedysarum* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Пермь, 1972. 20 с. — *Барыкина Р. П., Мазур О. Н.* Морфогенез *Caragana frutex* (L.) C. Koch. — Вестн. МГУ, сер. 6, биология, почвоведение, 1970, № 1, с. 49—58. — *Барыльникова А. Д.* Опыт определения длительности сохранения всхожести семян некоторых представителей семейства *Leguminosae* Juss. — Интродукция и акклиматизация растений, 1970, вып. 6, с. 103—115. — *Беспалова З. Г.* Цветение и плодоношение некоторых видов караган Монголии. — В кн.: Тез. докл. 6 Всес. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь, 1974, с. 13—14. — *Беспалова З. Г., Борисова И. В.* Всхожесть и особенности прорастания зерновок ковылей *Stipa* L. (*Poaceae*). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1081—1090. — *Беспалова З. Г., Борисова И. В., Попова Т. А., Ж. Санжид.* Семенное возобновление растений. — В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 1. Природные условия (Булган сомон). Л.: Наука, 1980, с. 154—175. — *Борисова И. В.* Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян растений степных и пустынных сообществ Монголии. — В кн.: Тез. докл. 6 Всес. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь, 1974, с. 14—17. — *Герасимов И. П., Лавренко Е. М.* Основные черты природы Монгольской Народной Республики. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1952, № 1, с. 27—48. — *Гогина Е. Е.* Род Чабрец (тимьян) — *Thymus* L. — В кн.: Биологическая флора Московской области, вып. 2. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 137—168. — *Гордеева Т. К., Казанцева Т. И., Ц. Даважамц.* Особенности формирования фитомассы основных сообществ сухостепной полосы МНР. — В кн.: Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука, 1977, с. 103—124. — *Гордеева Т. Н.* Материалы к экологии и биологии желтой акации *Caragana arborescens* Lam. — Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1939, т. 25, с. 51—54. — *Грубов В. И., Юнатов А. А.* Основные особенности флоры Монгольской Народной Республики в связи с ее районированием. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 1, с. 45—64. — *Грудзинская И. А.* Сезонное развитие растений в степных лесонасаждениях и изображение его при помощи кривых. — В кн.: Тр. фенолог. совещ. (29 XI—4 XII 1957). Л.: Гидрометеоиздат, 1960, с. 358—364. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlenb. и *Salix phlebophylla* Anderss. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1966, т. 71, вып. 2, с. 28—38. — *Заборовский Е. П.* Биологические особенности прорастания и методы предпосевной подготовки семян некоторых древесных пород: Докл. на соиск. уч. степ. канд. с.-х. наук. Л., 1963. 22 с. — *Замятнин Б. Н., Сухорукова М. К.* Карагана гривастая (*Caragana jubata* (Pall.) Poir.) в Ленинграде. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1969, № 74, с. 91—93. — *Ивановская Т. Л.* Влияние глубины заделки на прорастание семян желтой акации. — Агробиология, 1951, № 2, с. 88—94. — *Козлечков Г. А.* Караганники Северной и Центральной Киргизии и перспектива их использования: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Алма-Ата, 1965.

18 с. — *Комаров В. Л.* Введение к флорам Китая и Монголии. Монография рода *Caragana*. — Тр. СПб. бот. сада, 1908, т. 29, вып. 2, с. 179—388. — *Крокер В., Бартон Л.* Физиология семян. М.: Изд-во иностр. лит., 1955. 400 с. — *Лавренко Е. М.* О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. — Вопр. геогр., физ. география, 1951, сб. 24, с. 192—204. — *Лавренко Е. М.* О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики. — Пробл. освоения пустынь, 1978, № 1, с. 3—19. — *Левина Р. Е.* Аспекты изучения гетерокарпии. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 1, с. 3—12. — *Левина Р. Е., Войтенко В. Ф., Марасов А. Н., Ракова М. В.* Биологические и экологические основы неоднородности семян при прорастании. — В кн.: Тез. докл. симп. «Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства». Иркутск, 1972, с. 26. — *Николаева М. Г.* Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 208 с. — *Николаева М. Г., Янкелевич Б. Б.* Влияние низкой температуры на активность некоторых ферментов и прорастание семян акации желтой. — ДАН СССР, 1979, т. 244, № 3, с. 778—780. — *Попова Т. А., Ж. Санжид.* Холоднополынно-змеевково-ковыльковая с караганой пустынная степь (участок 1). Фенологическое развитие. — В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган сомон). Л.: Наука, 1981, с. 156—165. — *Попцов А. В.* О некоторых особенностях биологии прорастания семян кок-сагыза. — ДАН СССР, 1949, т. 68, № 3, с. 609—611. — *Попцов А. В.* Биология затрудненного прорастания семян: Докл. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. М., 1965. 34 с. — *Попцов А. В.* Представление о типе нормального (незатрудненного) прорастания и значение его при изучении биологии прорастания семян интродуцентов. — В кн.: Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск: Наука, 1971, с. 96—105. — *Попцов А. В.* Биология твердосемянности. М.: Наука, 1976. 158 с. — *Райкова И. А.* К биологии прорастания и всхожесть семян некоторых памирских растений. — Науч. тр. Ташк. гос. унив., биология, 1962, вып. 210, с. 155—186. — *Ракова М. В.* Динамика твердосемянности дикорастущих бобовых. — Науч. докл. высш. шк., биол. науки, 1973, № 6, с. 73—78. — *Ракова М. В.* О твердосемянности дикорастущих бобовых: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1975. 30 с. — *Санчир Ч.* Род *Caragana* Lam. (Система. Филогения. Караганы в МНР): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1974. 70 с. — *Шаин С. С.* Твердосемянность многолетних бобовых трав и повышение их урожайности: Автореф. дис. . . . докт. с.-х. наук. М., 1950. 32 с. — *Шеметайте Л. Б.* О белках семян желтой акации и вигны китайской. — Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 1961, т. 8, с. 47—59. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. — Тр. Монг. комиссии АН СССР, 1950, вып. 39. 224 с. — *Юнатов А. А.* Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. — Тр. Монг. комиссии АН СССР, 1954, вып. 56. 352 с. — *Cram W. H., Lindquist C. H.* Germination and growth of three species under four photoperiods. — Forest Sci., 1963, vol. 9, N 3, p. 279—282. — *Lindquist C. H.* Note on the moisture requirements of the stratifying media for seed of *Caragana arborescens* Lam. — Canad. J. Plant Sci., 1960, vol. 40, N 3, p. 576—577.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 27 VII 1983.

УДК (581.9+581.543) (575.4)

Бот. журн., т. 69, № 6

СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИСТАШНИКОВ БАДХЫЗА.

ОБЩИЕ УСЛОВИЯ, ФЛОРА, ФЕНОЛОГИЯ, СИНУЗИИ КРИПТОГАМОВ [1]

Л. Е. Родин (редактор)

L. E. RODIN (ED.). STATIONARY STUDIES OF *PISTACIA VERA* COMMUNITIES IN THE BADGHYS AREA. ENVIRONMENT, FLORA, PHENOLOGY, CRYPTOGAM SINUSIA

Исследованы эфемерово-эфемероидные фисташковые редколесья Бадхызского государственного заповедника за период с 1976 по 1982 г., выявлен флористический состав, описано 9 новых для науки видов и подвидов, установлено наличие многих видов, ранее не известных для Туркмении, Средней Азии и СССР, и 9 видов, включенных в «Красную книгу» (1975).

---

[1] В написании этой статьи участвовали Л. Е. Родин, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград (БИН); Г. С. Малышева, БИН; И. А. Береснева, Главная геофизическая обсерватория им. А. И. Воейкова, Ленинград; В. П. Бочанцев, БИН; Т. Г. Горелова, Бадхызский государственный заповедник, Кушка; Л. Н. Новичкова-Иванова, БИН. В статье после названия раздела в скобках указана фамилия его автора.

Климат изучаемого района характеризуется континентальностью с большими контрастами температур в течение года и в суточном ходе (по Б. П. Алисову, 1950, район входит в средиземноморскую климатическую область). Развитие растительности идет по средиземноморскому типу. Выделяются три фазы сезонного состояния. В структуре фисташников наличествуют 2 яруса — древесный и травяной; последний включает 3 подъяруса. Кроме того, заметная роль принадлежит напочвенному ярусу, слагаемому синузиями мхов, лишайников и почвенных водорослей.

Введение (Л. Е. Родин). Фисташка настоящая *Pistacia vera* L. — одна из наиболее засухоустойчивых пород юга Средней Азии. В настоящее время ареал ее не сплошной, а прерывистый. В недавнее время ее насаждения были более широко распространены, но подверглись редукции в историческую эпоху: они эксплуатировались из-за ценного ореха и красильных веществ, вырубались на топливо и на выжиг угля для кустарной металлургии, длительно находились под воздействием чрезмерного выпаса, естественных пожаров и намеренных палов. Ныне крупные массивы их сохранились только в нескольких районах. Одним из них является Бадхызский государственный заповедник. Здесь естественные насаждения фисташки представлены редколесьями, в которых более 60% — мужские деревья, не имеющие хозяйственной ценности. Кроме того, здесь имеются искусственные насаждения фисташки разных возрастов (посевы проводили в некоторые годы, начиная с 1930 по 1960). Эти насаждения местами очень загущены (иногда более 4 тыс. на 1 га), деревья низкорослые, маломощные, низкой производительности (в отношении урожая орехов). Территории, не занятые насаждениями фисташки, до недавнего времени использовали как пастбища, частично распахивали и засевали зерновыми культурами. Травяная растительность этих пастбищ и залежей сильно засорена, представлена многими антропогенными и зоогенными вариантами сообществ, типологическая принадлежность которых именуется разными исследователями то как степь, то как субтропическая степь, полусаванна, разнотравная степь. В настоящее время здесь выпас домашнего скота не допускается, пасутся лишь дикие копытные — куланы, архары, джейраны, находящиеся под охраной в заповеднике.

Бадхызский заповедник находится на южной окраине СССР, граничит с Афганистаном и Ираном и, естественно, имеет в составе флоры и фауны многие элементы Турана, Бактрии, Хорасана, Гиндукуша. Это привлекало многих исследователей, и поэтому Бадхызу посвящена обширная литература. Однако здесь никогда не проводилось комплексных биогеоценологических исследований.

Лаборатория растительности аридной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР совместно с Бадхызским заповедником организовали исследования по теме «Фитоценозы основных экосистем Бадхыза: структура и функционирование». В исследованиях принимали участие сотрудники других подразделений БИНа (лаборатория фотосинтеза, отдел споровых растений, отдел систематики и географии высших растений, ботанический сад), Института географии АН СССР (ИГ АН СССР), географического факультета Московского государственного университета (МГУ), Зоологического института АН СССР (ЗИН АН СССР), Главной геофизической обсерватории им. А. И. Воейкова (ГГО), Туркменского государственного университета (ТГУ). Все это открывало перспективу глубоких комплексных (экосистемных) исследований, которые были начаты в 1976 г.

На основе фундаментальных исследований фисташки, основных эдификаторов травяного покрова и сообществ в целом (фотосинтез, дыхание, водный баланс, транспирация и др.), абиотических факторов (световой режим, климат, микроклимат-фитоклимат, водный режим почв, химизм почв и горных пород и др.), биотических факторов (влияние выпаса диких копытных, а также влияние грызунов, птиц, пресмыкающихся, насекомых, почвенных беспозвоночных, микробов и др.), структуры сообществ, трофических цепей, функционирования и других элементов ставится задача разработать систему рационального использования и охраны основных биогеоценозов Бадхыза, в первую очередь фисташников как наиболее ценных в народнохозяйственном аспекте. Для проведения подобных работ необходим срок не менее 10 лет, чтобы охватить наиболее заметные периоды изменений климата — климатические флуктуации малых

циклов, учесть исключительно большие погодичные колебания режима осадков, температур и соответственно колебания продуктивности растительности, флористической насыщенности, состава экобиоморф, структуры растительных сообществ, микробиологической активности почв, урожайности плодов и семян, численности животного населения и другие показатели в данном природном регионе.

Результаты намеченных исследований позволят прогнозировать поведение экосистем и научно обосновать практические предложения, поставленные в задаче.

Участники и тематика (Г. С. Малышева). В стационарных исследованиях в Бадхызском заповеднике принимают участие систематики высших и низших растений, геоботаники, экологи, микробиологи (БИН АН СССР, Бадхызский заповедник, ТГУ), географы (ИГ АН СССР), почвоведы (БИН АН СССР и ЛГУ), климатологи (ГГО) и зоологи (ИГ АН СССР, ЗИН АН СССР, Бадхызский заповедник).

Изучение флористического состава высших растений стационара проводили В. П. Бочанцев в 1976—1977 и 1981 гг. совместно с Т. Г. Гореловой, грибов, обитающих на высших растениях, — В. А. Мельник в 1976—1977 гг. С 1976 г. Л. Н. Новичкова-Иванова и О. Я. Чаплыгина ежегодно изучали почвенные водоросли, а также напочвенные и эпифитные синузии лишайников, мхов и водорослей. В 1981 г. О. М. Афонина составила список мхов окрестностей стационара, дополненный в 1982 г. Микроклиматические наблюдения провели И. А. Береснева и Е. Н. Попова в 1978—1980 гг. В 1980 г. изучали почвы района стационара (Л. Л. Дворникова, Л. Н. Алексеенко, Е. Ю. Окунева, Т. И. Рахимов) и его окрестностей (О. Г. Чертов, Л. Е. Родин, Т. И. Рахимов). Некоторые результаты этих исследований уже опубликованы. С 1978 г. в программу работ входило изучение водного режима почв, результаты которого были использованы в диссертации Т. И. Рахимова (1982). И. С. Скалон ежегодно проводил исследования микроорганизмов в почвах фисташников. Типологией растительности занималась сотрудник заповедника Т. Г. Горелова.

С 1976 г. Г. С. Малышева изучает сезонную и погодичную динамику фисташников: видовой состав, рост и развитие растений, вертикальную структуру и феноритмотипы. Исследование горизонтальной структуры фисташников было начато в 1977 г. Т. Н. Мекедой и в 1981 г. возобновлено Т. А. Тесницкой.

Значительное внимание уделено жизненным формам однолетних растений (З. Г. Буевич) и эфемероидов (И. В. Кузнецова). Биоморфологические особенности формирования кроны фисташки и некоторых кустарников изучала А. П. Стешенко в 1977—1978 гг.

Начаты определения фракций надземной фитомассы фисташки (Л. Е. Родин, А. Б. Георгиевский, Л. Н. Новичкова-Иванова). С 1977 г. Б. К. Ганнибал изучает биологическую продуктивность и круговорот органического вещества травостоя фисташников в сезонной и погодичной динамике. В течение четырех лет, с 1978 г., исследуется морфология корневых систем основных компонентов травяных сообществ межкроновых пространств и их фитомассы в надземной и подземной сферах (И. Г. Рустамов, Б. Имамкулиев).

В связи с произошедшим в 1978 г. «степным» пожаром на территории заповедника проведены наблюдения по выявлению результатов воздействия огня на древостой и травяной покров искусственных насаждений фисташки (Родин, 1981).

Большое внимание уделено эколого-физиологическому изучению водного режима основных ценозообразователей фисташников (В. М. Свешникова, Н. Н. Измайлова, С. Н. Шереметьев), часть материалов опубликована (Шереметьев, 1981).

Регулярно, в течение всего периода исследования, изучаются комплексы беспозвоночных в почвах (Р. И. Злотин) и в кроне фисташки (Х. Атамурадов, В. Печень), а также экология опыления пчелиными некоторых доминантов травяного покрова (Ю. А. Песенко, В. Г. Родченко, М. С. Кайгородова). А. Ю. Целлариус исследовал комплексы рептилий, их численность, суточную динамику.

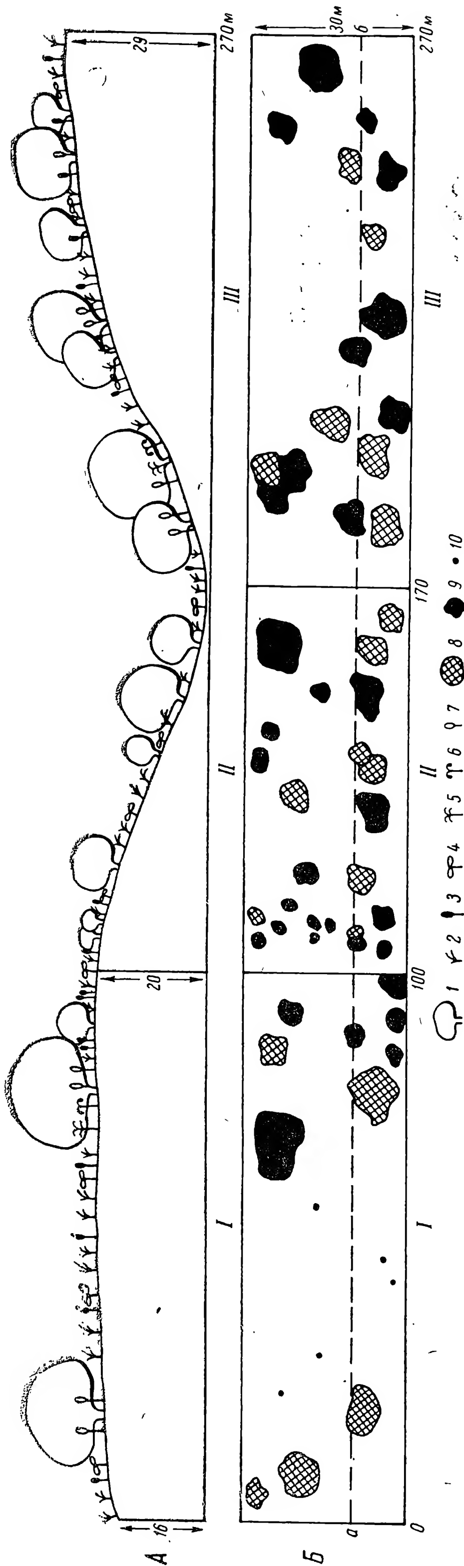


Рис. 1. Полигон-трансект в фисташниковых редколесьях Бадхыза.

А — профиль полигона-трансекта по линии *а—б*, *Б* — горизонтальная проекция крон деревьев фисташки; *I* — асс. Pistacia vera—Carex pachystylis+Poa bulbosa+Onobrychis pulchella (выровненная часть обширного склона); *II* — асс. Pistacia vera — Anisantha sericea+Onobrychis pulchella (южный склон); *III* — асс. Pistacia vera—Poa bulbosa+Carex pachystylis+Onobrychis pulchella (северный склон); *1* — деревья фисташки, *2* — *Poa bulbosa*, *3* — *Carex pachystylis*, *4* — *Onobrychis pulchella*, *5* — *Lepyrodichis holosteoides*, *6* — *Galium spurium*, *7* — *Hordeum distichon*, *8* — женские особи фисташки, *9* — мужские особи, *10* — молодые особи.

Объекты исследований (Л. Е. Родин). Для полевых и экспериментальных исследований в 4 км к югу от колодца Кепеле был заложен экологический профиль (полигон-трансект) площадью около 1 га (300×30 м), пересекающий северный и южный склоны, переходящий в пологий уступ и долину между ними. Участок этот был выбран после тщательного рассмотрения аэрофотоснимков территории заповедника. Здесь характерно наличие расчлененного рельефа (бугры, увалы) с редкостойными насаждениями фисташки настоящей по эфемерово-эфемероидному травяному покрову, в котором эдификаторной является синузия Carex pachystylis+Poa bulbosa subsp. vivipara. Ландшафт такого облика является достаточно типичным для Бадхыза, занимая около 60—70% территории заповедника. Кроме того, проводили наблюдения на участках, прилегающих к названному профилю, а также в окрестностях колодца Кепеле с целью охвата большего разнообразия местообитаний.

Фисташковые редколесья Бадхыза могут быть отнесены к пустынному эколого-топологическому варианту (Рубцов, 1956). Такого же типа фисташковые редколесья характерны для Паропамиза, расположенного к югу, уже на территории Афганистана. В недалеком историческом прошлом они простирались далее на юг и юго-запад в пределах Афганистана (Вавилов, Букинич, 1929) и Ирана (Zohary, 1963, 1973), где фисташка настоящая (типичный ирано-туранский вид) сменялась фисташкой кинжак *P. kinjuk* Stocks, а еще далее — фисташкой палестинской *P. palaestina* Boiss. Все 3 вида фисташки — представители средиземноморской флоры (Zohary, 1972). Два последних вида в настоящее время уже не образуют редколесий, встречаются только одиночными особями из-за давнего сильного антропогенного воздействия.

Таким образом, пустынные фисташники Бадхыза, тоже испытавшие немалый антропогенный пресс, все же представляют собой, по-видимому, более или менее устоявшиеся сообщества (plagioclimax).

На нашем полигоне-трансекте выделены 3 сообщества фисташников, описанных Г. С. Малышевой (1982 : 178) и представленных на рис. 1. Все наблюдения и эксперименты приурочены к этому профилю как эталону; точки непосредственных работ лежали главным образом вне «модельной» площади, но естественно — на аналогичных местообитаниях.

Климат (И. А. Береснева). Климатические условия Бадхыза определяются положением его южнее 40° с. ш., значительным удалением от основных влагонесущих потоков и особенностями орографии. Характерной чертой климата является резкая континентальность, с большими контрастами температур в течение года и в суточном ходе (табл. 1). Изменчивость погодных условий особенно велика в холодный период. Зима мягкая и неустойчивая. В самые холодные зимы могут наблюдаться морозы до —33°. Вероятность таких зим менее 5%. Лето жаркое и очень сухое. В течение 5—6 месяцев осадки практически не выпадают.

ТАБЛИЦА 1

Средние многолетние значения основных метеорологических показателей по сезонам года (Кушка)

Показатели	Зима *	Весна	Лето	Осень
Дата начала и конца сезона	5 XII—15 II	16 II—12 V	13 V—24 X	25 X—4 XII
Длительность сезона, дни	72	95	165	40
Q, ккал/см²	17.3	39.4	94.4	21.4
Температура воздуха, °C				
средняя	3.1	11.8	23.7	10.0
абс. макс.	27.0	37.0	46.0	36.0
Температура почвы **	5.8	12.9	24.4	13.5
Осадки, мм	93	123	20	16
Высота снежного покрова, см	8—15	—	—	—

* Сроки указаны по широко принятым рубежам (Бабушкин, 1964; Орловский, Волосюк, 1974). Зима — период со среднесуточной температурой ниже 5°; весна — период со среднесуточной температурой от 5 до 20°; лето, начало — переход среднесуточной температуры через 20°, конец — переход через среднесуточный минимум 5°; осень, начало — переход через среднеминимальную температуру 5°, конец — переход через среднесуточную температуру 5°.

** На глубине 20 см.

На исследованной территории сезоны года выражены достаточно четко (табл. 1). Развитие растительности лимитируется режимом увлажнения. По распределению осадков выделяются влажный и засушливый сезоны. Во влажный период выпадает около 80% годовой суммы осадков. Заметное влияние на растительность оказывают горизонтальные осадки, к сожалению, не регистрируемые приборами. Наблюдения показывают, что при высокой влажности воздуха и при туманах в холодные дни на всех растениях, в особенности на деревьях, образуется ожеледь. При ее таянии смачиваются стволы и ветви, что стимулирует рост эпифитных лишайников и мхов. Увлажняется почва и под деревьями и кустарниками, а также «кустами» крупных травянистых растений, где еще до сезона дождей начинается вегетация *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa* и появляются всходы эфемеров.

Основными факторами, формирующими микроклимат, являются рельеф и гидротермический режим почв. Максимальные микроклиматические различия между отдельными участками наблюдаются в течение влажного сезона (зима и весна), летом в связи с выравниванием режима увлажнения почвы различия сглаживаются (табл. 2). По степени благоприятности микроклимата участки распределяются в роще следующим образом: неблагоприятные по условиям увлажнения — теплые, сухие местоположения (южные склоны) — составляют 13%, наиболее благоприятные — прохладные и влажные (северные склоны) — занимают 55% площади, фоновые или средние по микроклимату — треть всей площади заповедника.

ТАБЛИЦА 2

Микроклиматическая изменчивость температуры и влажности почвы в холмистом рельефе Бадхыза, урочище Кепеле

Местоположение	Температура почвы на глубине 20 см, °С			Коэффициент увлажнения,* %
	декабрь—февраль	март—апрель	май—июнь	
Верхние и средние части крутых южных склонов	6.0—8.0	12.5—20.5	33.0—37.0	0.7—0.8 / 1.2—1.5
Пологие южные склоны и нижние части крутых южных склонов	5.5—7.5	11.5—19.5	33.0—37.0	0.8—1.0 / 1.3—1.8
Возвышенности, продуваемые долины	2.0—4.0	10.0—18.0	32.0—36.0	1.0—1.2 / 1.0
Непродуваемые долины	4.0—6.0	10.7—18.7	30.0—34.0	1.3—1.6 / 1.5—2.7
Западные и восточные склоны крутизной 5—30°	1.5—3.5	9.5—17.5	30.5—34.5	0.9—1.2 / 1.4—1.8
Средние части пологих и нижние части пологих и крутых северных склонов	0.5—2.5	7.5—15.5	30.0—34.0	1.4—1.6 / 1.9—2.4
Верхние части пологих и крутых, средние части крутых северных склонов	0.5—2.5	7.0—15.0	29.5—33.5	1.3—1.6 / 1.5—2.7

* В числителе — на глубине 5, в знаменателе — на глубине 20 см.

Флористические исследования (В. П. Бочанцев, Т. Г. Горелова). На территории Бадхызского заповедника выявлено 517 видов и 6 подвидов сосудистых растений, относящихся к 54 семействам, [2] из них — 95 видов, новых для Бадхыза, много — новых для Туркмении, 3 — новых для Средней Азии и 10 — новых для СССР. Были найдены и описаны 9 новых для науки видов и подвидов: *Aeluropus badhysi* Tzvel., *Atraphaxis rodinii* Botsch., *Chesneya botschantzevii* R. Vinogr., *Euphorbia densa* Schrenk subsp. *badhysi* Botsch., *Nepeta botschantzevii* Tschern., *Astragalus rubrifolius* V. V. Nikit., *Scrophularia badhysi* Botsch., *Halothamnus auriculus* (Moq.) Botsch., *H. moquinianus* (Jaub. et Spach) Botsch. (Бочанцев, 1977, 1983а, б; Бочанцев, Чернева, 1977; Бочанцев и др., 1978, 1981; Чернева, 1977; Цвелев, 1979; Виноградова, 1981; Никитин, 1981).

В «Красную книгу» (1975) внесены 9 видов растений: *Tulipa kuschkensis* B. Fedsch., *T. lehmanniana* Merckl, *Gundella tournefortii* L., *Erysimum badhysi* (Korsh.) Lipsky ex N. Busch, *Allium suworowii* Regel, *Crocus korolkowii* Maw et Regel, *Ferula badrakema* Kos.-Pol., *Glycyrrhiza glabra* L., *Polygonum arianum* Grig.

Сезонное развитие фисташников (Г. С. Малышева). В пределах профиля выявлено 99 видов цветковых растений из 25 семейств. Наибольшее число видов относится к сем. *Cruciferae* (16), далее — *Compositae* (13), *Gramineae* и *Leguminosae* (по 8 видов). Большинство из них — представители иранского, ирано-туранского, восточно-средиземноморского и древнесредиземноморского географических элементов.

По жизненным формам преобладают однолетние травы (60%), преимущественно стержнекорневые с полурозеточной формой роста. Среди них много доминантов: *Anisantha sericea* (Drob.) Nevski, *Hordeum distichon* L., *Onobrychis pulchella*, *Roemeria refracta* DC., *Papaver pavoninum* Schrenk, *Aphanopleura leptoclada* (Aitch. et Hemsl.) Lipsky, *Sameraria bullata* (Aitch. et Hemsl.) B. Fedtsch. Многолетних трав 37 видов, в основном это — луковичные, клубневые, реже —

[2] По И. А. Линчевскому (1935), во флоре всего Бадхыза насчитывалось 554 вида, относящихся к 55 семействам.

корневищные. Из них доминантами являются *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Delphinium semibarbatum* Bien. ex Boiss. Деревьев и кустарников 2 вида: *Pistacia vera* и *Ephedra kokanica* Regel.

При анализе видового состава по ритму развития выявлено 7 феноритмотипов. Самые многочисленные — осенне-зимне-весеннезеленые растения (70 видов). Они же фитоценотически более значимы. Тип весенне-летне-осеннезеленых растений представлен одним видом — *Pistacia vera*, постояннозеленые (2 вида), осенне-зимне-весенне-летнезеленые (11), зимне-весеннезеленые (7), весенне-летнезеленые (2).

В связи с особенностями климата развитие растительности фисташников идет по средиземноморскому типу (Белянина, 1962). Для него характерно круглогодичное функционирование, что определяется составом феноритмотипов фисташников.

В годичном цикле развития растительности фисташников выделяются три фазы сезонного состояния. 1) Становление травостоя и безлистного состояния фисташки (ноябрь—март) начинается после первых осенних дождей: отрастает большинство травянистых растений (рис. 2), проективное покрытие которых достигает 30—60%, что создает общий зеленый аспект. 2) максимальное развитие травостоя и начало развития фисташки (март—апрель) начинается во второй половине марта (рис. 2), когда среднемесячные температуры воздуха переходят через 10°. Зацветает много видов (40); формируется средний подъярус травостоя высотой от 15 до 50 см, создавая при этом пестрые и красочные аспекты. Одновременно разрушается нижний подъярус травостоя: большинство видов в эту фазу завершает рост, они подсыхают и переходят в ветошь. Это совпадает с началом развития фисташки. В разгар цветения женских особей начинаются распускание листьев и рост побегов. Ростовые процессы и облиствение кроны фисташки продолжаются в течение месяца. Общая длительность фазы — 1—1.5 месяца. Завершается формирование фитоценоза: достигаются пределы видовой насыщенности, максимальных величин проективного покрытия, численности особей и надземной фитомассы. 3) Усыхание травостоя и развитие фисташки (май—октябрь) наступает, когда среднемесячная температура воздуха переходит через 20°, осадки почти прекращаются, а коэффициент влажности верхнего горизонта почвы опускается ниже коэффициента завядания (1.5%). Большинство видов уже в начале фазы подсыхает и переходит в ветошь: разрушается средний подъярус травостоя. Вегетация (рис. 2) продолжается не более чем у 20 видов (*Heteropappus canescens* (Nees) Novopokr., *Delphinium semibarbatum* Bien. ex Boiss., *Stipa hohenackeriana* Trin. et Rupr., *Cousinia congesta* Bunge, *C. raddeana* C. Winkl. и др.). Сомкнутый травостой они не образуют, но формируют верхний подъярус высотой от 50 до 140—245 см. У фисташки идет созревание плодов. В августе подсыхают и переходят в ветошь длительновегетирующие растения. Продолжают вегетацию 5 видов — *Pistacia vera*, *Ephedra kokanica* Regel, *Heteropappus canescens*, *Lachnophyllum gossipinum* Bunge, *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. Данная фаза длительная (6 месяцев), предшествующие две фазы испытывают по длительности значительные колебания в разные годы (подробнее см.: Малышева, 1982 : 181, рис. 2).

При изучении погодичной динамики фисташников отмечено характерное для Бадхыза явление высокого обилия (оптимума) некоторых видов эфемеров и эфемероидов в отдельные годы. Так, в 1976 г. наблюдалось исключительное обилие *Strigosella grandiflora* (Bunge) Botsch., в период цветения образовавшей сиреневые ковры на огромных площадях.[3] В следующем году здесь же *S. grandiflora* встречалась редкими одиночными экземплярами. В 1979 г. обильной оказалась популяция *Sameraria bullata*, она отмечена преимущественно вдоль дорог и на противопожарных полосах. В 1976 г. особенно много было *Papaver pavoninum* и *Roemeria refracta* DC., которые образовали алые ковры на многие километры. На следующий год на этих же местах оба вида встречались довольно редко. «Годами эспарцета» были 1975, 1976 и 1979, когда проективное покрытие этого вида было 90—100%, высота растений достигала 40—50 см и они очень

---

[3] Учет пыльцы, выделяемой ежедневно цветками *Strigosella grandiflora* в пересчете на 1 га, выражается в количестве более 1 кг (1024.8 г; Песенко и др., 1980).

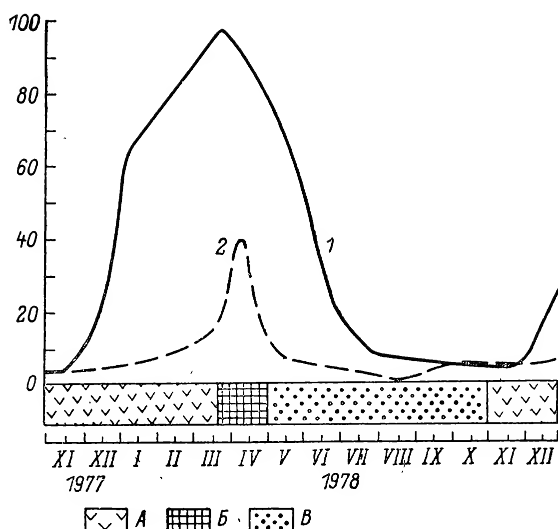


Рис. 2. Вегетация и цветение растений по профилю во влажный год (1978 г.).

1 — кривая вегетации растений, *2* — кривая цветения; *А* — фаза становления травостоя и безлистного состояния фисташки, *Б* — фаза максимального развития травостоя и начала развития фисташки, *В* — фаза усыхания травостоя и развития фисташки. *На оси абсцисс* — месяцы, *на оси ординат* — число видов.

обильно плодоносили. Годы 1974, 1978, 1980 и 1982 могут быть названы «годами ферулы», когда *Ferula badrakema* Kos.-Pol. обильно вступала в генеративную фазу (в 1980 г. на 1 га насчитывалось около 1110 цветущих особей и 2700 молодых розеток ферулы разного возраста; в 1982 г. соответственно на 1 га было 1400 цветущих и 19 400 розеток). Подобные годы преимущественного развития и высокой продуктивности того или иного вида — своеобразные «волны жизни» (pulses) — вообще характерны для аридной зоны (Evenari, 1981).

Синузии споровых растений (Л. Н. Новичкова-Иванова). В эфемерово-эфемероидных фисташниках помимо разреженного древесного яруса, образованного фисташкой, и травяного яруса структура сообществ существенно дополняется синузиями мхов, лишайников (эпигейных и эпифитных) и почвенных водорослей. Роль споровых растений, особенно лишайников и водорослей, развивающихся на поверхности почвы в условиях аридной денудации и эрозии, несомненно велика. Она определяется сезонными особенностями их развития, консортивными связями с почвенными бактериями и микро- и мезофауной и главным образом участием в создании первичной продукции фитоценозов. В фисташниках Бадхыза изучали флористический состав, сезонное развитие, структуру и продуктивность почвенных водорослей (Новичкова-Иванова, 1979, 1980; Новичкова-Иванова, Чаплыгина, 1979).

В эфемерово-мятликово-осоковых фисташниках, по неполным данным, выявлено более 50 видов почвенных водорослей. Главная роль во флоре принадлежит осциллягориевым и ностоковым из отдела синезеленых водорослей; существенное участие принимают одноклеточные зеленые и диатомовые. На особом месте находятся относительно малочисленные, но характерные виды желтозеленых и нитчатых зеленых водорослей. Они, как правило, отсутствуют в зональных растительных сообществах равнинных пустынь. Их присутствие объясняется наличием древесного яруса, и они приурочены только к подкронным участкам.

Активная вегетация водорослей связана с наличием в поверхностном слое почвы влаги и в силу определенной термофильности пустынных водорослей — с достаточно высокой температурой воздуха. Она имеет место главным образом в весенний период и прекращается с иссушением верхнего слоя почвы. Далее развитие водорослей возобновляется после засушливого лета осенью и может происходить в сравнительно теплые зимы. Оптимума развития альгосинузии достигают в марте—апреле, однако в зависимости от положения в рельефе и экспозиции на южных склонах он наступает значительно раньше и бывает выше, чем на северных (март — до 6 млн. клеток в 1 г почвы), а в альгосинузиях на северных склонах наступает к концу апреля (до 3 млн. клеток на 1 г почвы).

Продуктивность водорослей фисташников Бадхыза значительно изменяется как в течение вегетационного периода, так и в отдельные годы, отличающиеся суммой осадков. Данные, полученные в 1978 г., наиболее близки к средним, так как и количество осадков приближалось к норме. Растительные сообщества, развивающиеся в условиях различных элементов рельефа, характеризуются разной биомассой водорослей. К наиболее благоприятным экотопам относятся

пологие вершины увалов и верхние части склонов логов. Здесь в эспарцетово-осоково-мятликовых и мятликово-осоковых фисташниках (*Pistacia vera*, *Onobrychis pulchella*, *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*) средняя сырая биомасса водорослей в апреле была около 800—900 мг/м² (табл. 3).[4] На открытых западных склонах в кузиниево-осоково-мятликовых фисташниках (*Pistacia vera*, *Cousinia congesta*, *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*) биомасса водорослей была значительно ниже — не более 600 мг/м². Доля биомассы водорослей в сообществах фисташников очень невелика, она значительно меньше надземной фитомассы травяного яруса (на 300 г сухой массы цветковых растений приходится около 1 г сырой биомассы живых, активных водорослей). Однако водоросли имеют высокий коэффициент деления и в течение вегетационного сезона дают несколько генераций, в связи с чем одномоментно измеренная биомасса существенно меньше продукции, образуемой водорослями за год. Так, в начале апреля в течение недели оборачиваемость биомассы на северном склоне была 1.2, а на южном, более теплом и еще достаточно влажном — 4.4.

Продуктивность водорослей фисташников Бадхыза изучали ряд лет (с 1976 по 1980 г.), среди которых наблюдались как влажные или близкие к годам с нормой годовых осадков, так и засушливые. Несмотря на большие методические трудности, получены сопоставимые данные, которые в определенной степени объективно отражают продукционные процессы альгосинузий в изученных сообществах.

Моховые синузии в фисташниках принимают относительно незначительное участие и связаны преимущественно с сообществами северных склонов (*Tortula muralis* Hedw., *Funaria muelenbergii* Lam. et DC., *Bryum argenteum* Hedw.). Здесь они имеют биомассу около 20г/м², которая существенно увеличивается во влажные годы (табл. 4). В остальных сообществах при осадках, не превышаю-

ТАБЛИЦА 3

Динамика биомассы почвенных водорослей и травяного яруса в сообществах низкотравных эфемероидных фисташников в 1978 г., г/м²

Дата	Южный склон		Северный склон		
	верхняя часть	нижняя часть	нижняя часть	верхняя часть	
	межкроновые участки			под кроной фисташки	межкроновый участок
	лишайниково-эспарцетово-мятликово-осоковое	разнотравно-злаковое	мохово-мятликово-осоковое	ячменная микрогруппировка	эспарцетово-осоково-мятликовое
30 марта	1.41 / 216.0	0.22 / 326.4	0.33 / 185.6	0.10 / 1652.8	1.90 / 472.0
6 апреля	0.81 / 300.8	0.56 / 292.8	2.13 / 289.6	0.30 / 2281.0	0.90 / 334.4
13 апреля	0.76 / 333.2	0.09 / 395.2	0.18 / 331.2	0.04 / 1240.0	0.84 / 326.4
21 апреля	0.73 / 224.0	0.06 / 363.2	0.24 / 176.0	0.06 / 1910.4	1.33 / 201.6
27 апреля	0.99 / 272.0	0.04 / 111.6	0.43 / 224.0	0.02 / 1264.0	0.33 / 340.8
4 мая	0.33 / 413.6	0.02 / 571.2	0.15 / 495.2	0.01 / 926.4	0.19 / 484.8
Среднее за период наблюдений	0.84 / 293.2	0.17 / 343.4	0.58 / 283.6	0.09 / 1545.7	0.91 / 360.0

Примечание. Числитель — биомасса водорослей (сырой вес), знаменатель — фитомасса высших растений (возд.-сух. вес).

[4] Используемые методы дают заниженные результаты.

щих нормального среднегодового значения, развитие мхов ограничивается подкроновыми участками средневозрастных деревьев, где с северной стороны ярус мятлика дополняется моховой синузией. Биомасса мхов в этих условиях может достигать значительной величины. В годы, когда количество осадков превышает среднегодовую норму, моховые синузии широко представлены в сообществах фисташников, занимающих и другое топографическое положение.

ТАБЛИЦА 4

Распределение надземной фитомассы (г/м² возд.-сух. вес) в межкроновых пространствах эфемерово-эфемероидных фисташников Бадхыза (5 X 1976) *

№ сообщества	Положение в рельефе, сообщество фисташника	*Onobrychis pulchella*	*Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*, разнотравье	Семена *Onobrychis pulchella*	Ветошь и подстилка	Лишайники	Водоросли (сыр. вес)	Мхи	Всего, г/м²
1	Верхняя часть северного склона, эспарцетово-осоково-мятликовое	138.88	93.92	50.40 **	117.12	0.80	0.0003	0	401.12
2	Нижняя часть северного склона, мохово-мятликово-осоковое	54.56	95.20	29.60	23.68	0.24	0.0005	18.88	222.16
3	Нижняя часть южного склона, разнотравно-злаковое	52.32	184.48 ***	16.32	0	0	3.60	0	256.72
4	Верхняя часть южного склона, лишайниково-эспарцетово-мятликово-осоковое	64.64	55.20	73.28	88.96	20.80	1.20	0	304.08

* 1976 г. — год с благоприятными условиями увлажнения и температуры.

** В сообществе № 1 на 25 см² было на 25 экземпляров эспарцета 68 штук семян, сообществе № 2 — 32 штуки семян, а в сообществе № 3 — на 16 экземпляров эспарцета — 80 штук семян.

*** Здесь только *Anisantha sericea* и *Poa bulbosa*.

Маломощный почвенный слой и легкий механический состав почв, подвергаясь ветровой и водной эрозии, приводит к образованию в открытых растительных сообществах дополнительных обнаженных участков, которые колонизуются эпигейными лишайниками; их синузии образуют здесь *Collema minor* (Pach.) Tomin., *Dermatocarpon* sp., *Psora decipiens* (Ehrh.) Hoffm., *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenk., *Aspicilia aspera* (Mareschk) Tom. и *Caloplaca tominii* Sav. (определения Л. И. Бредкиной).

В эспарцетово-осоково-мятликовых фисташниках в верхних частях склонов биомасса лишайниковых синузий составляет около 800 мг/м², на отдельных участках, наиболее бедных лишайниками, она падает до 80. Фисташники северных склонов имеют проективное покрытие травяного яруса 80—100%, в связи с этим здесь развиваются лишайниковые синузии, обедненные флористически, их биомасса втрое меньше, чем в верхней части склонов, — всего 240 мг/м². Если среди почвенных и напочвенных синузий споровых растений ведущая роль на северных склонах принадлежит моховой, то пологие верхние части южных склонов с проективным покрытием не более 40—70% характеризуются благоприятными условиями для развития синузий напочвенных лишайников, биомасса которых может быть более 20 г/м² (табл. 4).

Значительное участие напочвенных синузий мхов и лишайников в растительном покрове (около 7—10% надземной фитомассы травяного яруса) дает основание выделять лишайниково-эспарцетово-мятликово-осоковый и мохово-мятликово-осоковый фисташники.

Помимо напочвенных синузий, образованных мхами, лишайниками и водорослями, с фисташкой связаны эпифитные споровые растения. Флористический состав их беден: 5 видов лишайников, 1 вид мха и паразит — трутовый гриб *Phellinis rimosus* (Berk.) Pil. На фисташке выделены три эпифитные синузии: две лишайниковые и одна моховая. На стволе и внутренней части кроны развивается лишайниковая анаптихиевая синузия (*Anaptychia ulotrichoides* (Vain.) Vain). Вторая лишайниковая синузия занимает молодые ветви по периферии кроны и по доминирующим в ней видам рода *Lecania* может быть названа леканиевой. Доминирует явно анаптихиевая синузия. Третья синузия — моховая (*Orthotrichum pumilum* Sw.) — связана с нижней частью ствола фисташки и мала по занимаемой ею площади.

Биомасса лишайников и сопутствующих им споровых растений достаточно велика. На средневозрастном дереве она достигает более 6 кг, что составляет 443.4 кг/га (сух. вес) при средней плотности 70 экз/га (Новичкова-Иванова, 1983).

Таким образом, эпифитные и напочвенные синузии, образованные криптогамами, донасыщают структуру сообществ фисташки, усложняют их функциональные связи и играют определенную роль в биологическом круговороте, вовлекая большее число элементов в экосистему, благодаря фотосинтезу, азотфиксации и захвату аэрозолей.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П. Климатические области зарубежных стран. М.: Географгиз, 1950. 352 с. — *Бабушкин Н. Н.* Агроклиматическое описание Средней Азии: Тр. Ташкент. гос. ун-та, 1964, вып. 236, с. 5—185. — *Белянина Н. Б.* Ритм сезонного развития растений и растительных сообществ южного склона Крымских гор. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 17, вып. 5, с. 90—104. — *Бочанцев В. П.* Новый вид рода *Atraphaxis* L. из Бадхыза. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 9, с. 1299. — *Бочанцев В. П.* Двулетние среднеазиатские виды рода *Scrophularia* L. — Нов. сист. высш. раст., 1983а, т. 20, с. 169—174. — *Бочанцев В. П.* Заметка об *Erysimum badghysi* (Korsh.) Lipsky. — Нов. сист. высш. раст., 1983б, т. 20, с. 111—112. — *Бочанцев В. П., Горелова Т. Г., Камелин Р. В.* Новинки Бадхызской флоры. III. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 1, с. 132—134. — *Бочанцев В. П., Камелин Р. В., Чернева О. В.* Новинки Бадхызской флоры. II. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 11, с. 1597—1605. — *Бочанцев В. П., Чернева О. В.* Новинки Бадхызской флоры. I. Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1201—1203. — *Вавилов Н. И., Букинич Д. Д.* Земледельческий Афганистан. — Тр. по прикл. бот., ген., сел., Прил. 33. Л., 1929. 610 с. — *Виноградова Р. М. Chesneya botschanzevii* R. Vinogr. — В кн.: Опред. раст. Ср. Азии. Ташкент: Фан, 1981, т. 6, с. 69, 348—349. — *Красная книга.* Редкие и исчезающие растения, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 202 с. — *Линчевский И. А.* Растительность Бадхыза. — В кн.: Растительные ресурсы Туркменской ССР. Л.: Изд-во ВИР, 1935, с. 185—291. — *Малышева Г. С.* Динамика вертикальной структуры надземной части травостоя фисташниковых редколесий Бадхыза. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 177—184. — *Никитин В. В. Astragalus rubrifolius* V. V. Nikit. — В кн.: Опред. раст. Ср. Азии. Ташкент: Фан, 1981, т. 6, с. 162, 354—355. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Особенности динамики альгосинузий низкотравных эфемероидных сообществ. — В кн.: Биодинамика и плодородие почвы. Таллин: АН ЭстССР, 1979, с. 89—94. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Эпифитные синузии криптогамов в фисташниках Туркмении. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1543—1550. — *Новичкова-Иванова Л. Н., Чаплыгина О. Я.* Альгосинузии фисташников Туркмении. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 12, с. 1750—1761. — *Орловский Н. С., Волосюк З. И.* Погода и отгонно-пастбищное животноводство Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1974. 104 с. — *Песенко Ю. А., Родченко В. Г., Кайгородова М. С.* Экология опыления *Strigosella grandiflora* и *Erysimum badghysi* (*Brassicaceae*) пчелиными (Hymenoptera, Apoidea) в Бадхызе: измерение напряженности конкурентных отношений. — Энтомол. обозрение, 1980, т. 59, № 4, с. 768—782. — *Родин Л. Е.* Пирогенный фактор и растительность аридной зоны. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1673—1683. — *Рубцов Н. И.* Фисташниковые редколесья. — В кн.: Растительный покров СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 2, с. 578—581. — *Цвелев Н. Н.* Новый вид рода *Aeluropus* Trin. из Туркмении. — Нов. сист. высш. раст., 1979, т. 16, с. 5—7. — *Чернева О. В.* Новый вид котовника из Средней Азии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 3, с. 397—398. — *Шереметьев С. Н.* Интенсивность транспирации и ее временна́я организация у мужских и женских особей *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 565—572. — *Evenari M.* Synthesis. — In: Arid land ecosystems: structure, functioning and management. Cambridge University Press, 1981, vol. 2, p. 555—591. — *Zohary M.* On the geobotanical structure of Iran. — Bul. Res. Council of Israel. Sect. D. Botany, Suppl. to vol. 11D, 1963. 114 p. — *Zohary M.* Flora palaestina. Jerusalem: Weizman Science Press, 1972, vol. 2. 490 p. — *Zohary M.* Geobotanical foundation of the Middle East. — Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1973. 739 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Бадхызская экспедиция.

Получено 10 V 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.44 : 582.542.1 (437.2) Бот. журн., т. 69, № 6

Б. М. Миркин, Н. Д. Антонова, Т. Г. Горская, С. И. Янтурин

К АНАЛИЗУ ПОВЕДЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

B. M. MIRKIN, N. D. ANTONOVA, T. G. GORSKAYA, S. I. YANTURIN. ON THE ANALYSIS OF BEHAVIOUR OF SOME PERENNIAL HERB SPECIES UNDER VARIOUS ECOLOGICAL AND COENOTIC CONDITIONS

Рассмотрены взаимоотношения *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense* в травосмеси при разном режиме увлажнения и минерального питания. Показана пластичность стратегии *Trifolium pratense*, который в условиях отсутствия полива проявляет свойства виолентности, а при поливе — патиентности.

Посевы многолетних трав занимают промежуточное положение между естественными сообществами, обладающими свойствами восстанавливаемости и состоящими из взаимодействующих и дифференцированных по нишам популяций, и посевами однолетних культур, сравнительно короткий период поддерживаемых человеком. В конечном итоге задачей фитоценологии посевов многолетних трав является их приближение к естественным, т. е. повышение срока их службы, «закрытости» от поселения сорняков и, естественно, при сохранении присущей агроценозам высокой урожайности. Достижение этой цели возможно путем решения ряда задач, одна из которых — выявление взаимоотношений компонентов сеяного луга. Несмотря на достаточно большую литературу (Понятовская, 1955; Куликова, 1964; Комарова, 1971; Минина, 1972; Котов, Мухин, 1977; Хохлова, 1978; Фролов и др., 1978; Рахтеенко, Будкевич, 1978, 1981; Дохман, 1979; Губайдуллин и др., 1981; Куркин, 1981), вопрос этот находится в начальной стадии решения.

Весьма важный аспект анализа взаимоотношений — оценка особенностей поведения видов в сообществе, т. е. проявления их стратегии (Работнов, 1975, 1978, 1980, 1981; Миркин, 1983) в зависимости от конкретных экологических условий. Развиваемые Т. А. Работновым представления о широкой норме колебания стратегии популяций, которая может охватывать виолентность и патиентность, в этом случае имеют особую перспективность. Агрофитоценолог в конечном итоге для обеспечения устойчивости травосмеси должен создать условия, при которых будут ослаблены эффекты подавления одного вида другим. Иными словами, условием существования устойчивой травосмеси является отсутствие как видов, способных подавлять прочие компоненты, так и видов, находящихся в угнетенном состоянии. Популяции в такой травосмеси должны быть более или менее ценотически сбалансированными, и их конкуренция ослаблена за счет дифференциации ниш — различий сезонного развития, пространственного распределения, требовательности к элементам питания, влаге и т. п.

В настоящем сообщении описан опыт оценки ценотических отношений путем сопоставления биоморфологических параметров популяций трав в травосмесях и чистом посеве. В чистом посеве, несмотря на наличие конкуренции, все особи имеют примерно равные шансы на выживание. В травосмеси положение меняется: условия могут быть либо хуже, либо лучше для популяции, так как она может быть на положении либо вызывающей, либо испытывающей стресс в результате подавления ее другой популяцией.

Схема опыта и природные условия района эксперимента

Материал был получен из трехфакторного опыта, который был заложен в 1977 г. на серой лесной легкосуглинистой почве в условиях северной лесостепи Башкирии со среднегодовым количеством осадков 560 мм, в том числе за вегетационный период — 274 мм. 4 года наблюдений (1978—1981; наблюдения продолжаются) различались по климатическим условиям, и среднегодовое количество осадков было соответственно 690, 535, 560, 460, а за вегетационный период — 378, 239, 390, 170 мм. 1979 год был неблагоприятным по условиям перезимовки:

снег выпал в конце декабря, а температуры в начале декабря достигали —30°, что вызвало некоторые нарушения в сообществах ввиду вымерзания части *Medicago sativa* и ускорения выпадения *Trifolium pratense*.

Первый фактор — удобрение. Удобрения вносили в 2 приема: весной ($N_{30}P_{60}K_{60}$) и после первого укоса (N_{30}). Применялись мочевина, хлористый калий и суперфосфат.

Второй фактор — полив установкой КИП-50 в период май—август для поддержания влажности почвы на уровне 60—80% ППВ. Расход воды зависел от условий погоды, и в первый год опыта, например до первого укоса, он вообще не проводился, так как шли сплошные дожди. В 1978 г. после укоса за 2 приема полив составил 600 м³/га. В последующие годы расход воды на полив соответственно составлял 1450, 2000, 1725 м³/га.

Третий фактор — ценотический. 5 видов трав (*Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense*) были высеяны в чистом виде с нормой, рекомендованной производственными инструкциями (соответственно 35, 27.5, 32.5, 15, 15 кг/га) и в травосмеси (соответственно 15, 10, 10, 7.5, 5 кг/га).

Таким образом, всего было 24 варианта: 6 вариантов сообщества в условиях четырех режимов среды, созданных за счет применения удобрений, полива и комбинированного влияния этих факторов.

Посев был проведен в начале июня под покров пшеницы. Размер делянок 200 м², повторность 4-кратная. Учет урожая первого укоса — на 25 площадках 0.1 м² для каждой повторности (100 площадок для каждого варианта), второго — упрощенный, по 5 площадок 1 м² для каждой повторности. Надземную массу, срезанную с площадок при учете первого укоса, в камеральный период разбирали до вида. С одной из повторностей для каждого варианта ежегодно брали по 25 модельных растений, для которых определяли общий вес, общее число побегов, долю генеративных побегов, долю листьев и максимальную высоту растений. Для *B. inermis* система учетов была иной, так как расчленение на отдельные растения у этого вида затруднено. Учитывали массу надземных побегов (с определением тех же параметров, что и для других видов) на площадках 0.1 м². Одновременно проводили учет на этой же площади и подземных побегов (корневищ) с определением их массы, длины и числа почек. При обработке наряду с количеством побегов и корневищ рассчитывали также их соотношение (т. е. аллометрические показатели, в понимании Ю. А. Злобина, 1982). Ценотическая позиция *B. inermis* в различных вариантах опыта и в различные годы рассмотрена в отдельном сообщении (Григорьев и др., 1982), а в данной статье проанализировано поведение в травосмеси 4 растений: *F. pratensis*, *D. glomerata*, *M. sativa*, *T. pratense*. Отметим лишь, что во всех вариантах опыта позиция *B. inermis* достаточно стабильна: он не подавляется другими и, видимо, в этой ситуации слабо подавляет другие популяции. Не вскрыто каких-либо существенных различий ни в вегетативной, ни в генеративной стратегии *B. inermis* по разным экологическим вариантам опыта. Ценотический фактор значимо влияет лишь на генеративность: во всех случаях в травосмеси у этого вида достоверно выше доля генеративных побегов.

Для обработки данных использовали схемы дисперсионного анализа. В данной статье рассмотрены всего 2 параметра: вес растений и число побегов, так как максимальная длина является сравнительно малоинформативным показателем, а генеративность и связанная с нею обратной зависимостью облиственность не показали достоверных различий по вариантам опыта.

Характеристика урожайности травостоев и динамики ботанического состава травосмеси по годам

Кратко охарактеризуем урожайность травостоев, так как эти данные являются и итогом взаимодействия популяций, и неким фоном, на котором рассматривается динамика биоморфологических параметров. В табл. 1 показаны результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния удобрений и полива на урожайность (по сумме двух укосов). В ней (как и в табл. 2, где приведены

аналогичные данные оценки влияния факторов на биоморфологические параметры)в традиционную форму выражения результатов дисперсионного анализа с показом вклада каждого фактора вариации в процентах введено небольшое добавление — показано (знаком плюс и минус) направление влияния факторов или их комбинации, которое определяется сравнением соответствующего факториального среднего со средним по всем вариантам. Из табл. 1 очевидно, что для всех злаков и травосмесей основной фактор — удобрение. Для *M. sativa*

ТАБЛИЦА 1

Значение силы влияния факторов на урожайность некоторых трав в чистом посеве и травосмеси (%)

Вариант	Год	Удобрение (A)	Полив (B)	AB	A + B + AB
Festuca pratensis	1978	76 (+)	*	*	78
	1979	74 (+)	*	*	76
	1980	73 (+)	11 (+)	*	84
	1981	54 (+)	27 (+)	*	81
Dactylis glomerata	1978	60 (+)	*	*	62
	1979	58 (+)	19 (+)	12 (—)	88
	1980	57 (+)	28 (+)	9 (+)	95
	1981	55 (+)	*	*	62
Trifolium pratense	1978	*	*	7 (+)	18
	1979	*	*	*	10
Medicago sativa	1978	15 (+)	12 (+)	10 (+)	37
	1979	*	25 (+)	*	29
Травосмесь	1978	19 (+)	*	5 (+)	25
	1979	20 (+)	*	*	32
	1980	32 (+)	32 (+)	*	65
	1981	49 (+)	*	*	55

Примечание. Здесь и в табл. 2 звездочкой отмечены недостоверные значения долей дисперсии.

ТАБЛИЦА 2

Дисперсионный анализ факторов, влияющих на вес и число побегов четырех видов сеяного луга

Вид	Признак	Год	Удобрение (A)	Полив (B)	Ценотическое окружение (C)	AB	BC	AC	ABC	Организованные факторы
Festuca pratensis	Вес растения	1978	20 (+)	—	*	—	—	25 (—)	—	45
		1979	*	4 (+)	*	*	*	14 (—)	3 (—)	24
		1980	12 (+)	9 (—)	9 (+)	14 (—)	6 (—)	4 (+)	1 (—)	55
		1981	5 (+)	2 (+)	*	*	*	*	*	8
	Число побегов	1978	19 (+)	—	5 (—)	—	—	28 (—)	—	52
		1979	*	9 (+)	*	*	*	7 (—)	3 (—)	22
		1980	6 (+)	9 (—)	4 (+)	15 (—)	3 (—)	*	2 (+)	39
		1981	8 (+)	*	*	*	3 (—)	*	*	12
Dactylis glomerata	Вес растения	1979	4 (+)	*	3 (—)	2 (+)	6 (+)	8 (—)	*	24
		1980	*	*	4 (+)	8 (+)	2 (+)	*	6 (+)	20
		1981	6 (+)	*	*	*	1 (—)	*	*	10
	Число побегов	1979	*	*	*	3 (—)	4 (+)	3 (—)	*	13
		1980	*	*	24 (+)	10 (—)	8 (+)	*	3 (+)	45
		1981	4 (+)	*	*	*	2 (+)	*	*	7
Trifolium pratense	Вес растения	1978	*	—	12 (+)	—	—	6 (+)	—	21
		1979	*	3 (—)	*	*	15 (—)	*	*	21
	Число побегов	1978	13 (+)	—	*	—	—	4 (+)	—	16
		1979	*	3 (—)	*	*	16 (—)	*	*	20
Medicago sativa	Вес растения	1978	6 (+)	—	12 (—)	—	—	*	—	20
		1979	*	3 (—)	5 (—)	5 (—)	*	*	*	14
	Число побегов	1978	*	—	10 (—)	—	—	*	—	12
		1979	*	*	25 (—)	3 (—)	*	*	*	29

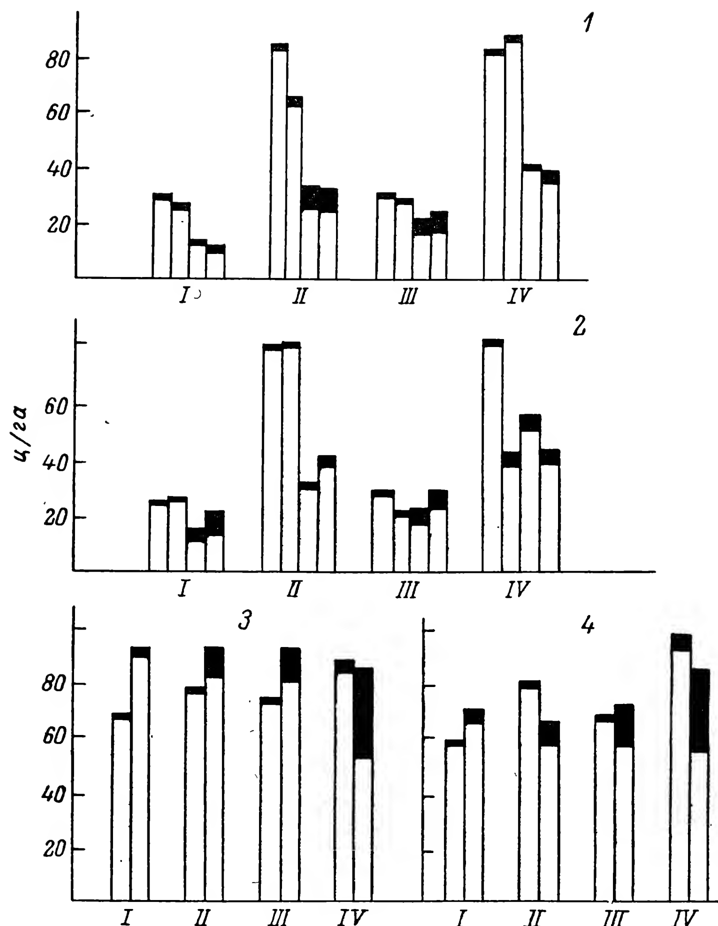


Рис. 1. Урожайность четырех видов многолетних трав в чистых посевах в разных экологических условиях за 4 года.

Белая часть графика — культурное растение, *черная* — сорные виды; *1* — *Festuca pratensis*, *2* — *Dactylis glomerata*, *3* — *Trifolium pratense*, *4* — *Medicago sativa*; *I* — контроль, *II* — удобрение, *III* — полив, *IV* — удобрение с поливом. 4 столбика по каждому варианту соответствуют четырем годам наблюдений (вес сухой массы).

в первый год положительно влияющими факторами были полив и удобрение и их сочетание, а во второй — только полив. На *T. pratense* экологические условия влияли слабо и лишь в первый год, когда растения наиболее активны и требуют повышенного количества ресурсов, на урожайность достоверно влияло сочетание удобрения и полива, но при невысоком (7%) вкладе в общую вариацию.

Рис. 1 и 2 позволяют видеть динамику урожая чистых посевов и динамику состава травосмеси по вариантам опыта. Для *M. sativa* и *T. pratense* приведены данные только за 2 первых года, так как вследствие повреждения посевов морозом к третьему году опыта участки были распаханы. В целом очевидно, что травосмесь значительно устойчивее к поселению сорняков и к четвертому году ее засоренность по всем вариантам опыта была ниже 5%, в то время как чистые посевы сильно засорялись, особенно при поливе.

Изменения соотношения компонентов в составе травосмеси достаточно легко объяснимы: первые 2 года в условиях контроля и при поливе без удобрения доминировал *T. pratense*, который ослаблялся внесением удобрений, усиливающих злаки. После выпадения *T. pratense* произошло общее снижение урожайности во всех вариантах опыта и установилось достаточно стабильное соотношение между сохранившимися в травостое тремя видами злаков, каждый из которых составлял около $^1/_3$ от общей массы травостоя.

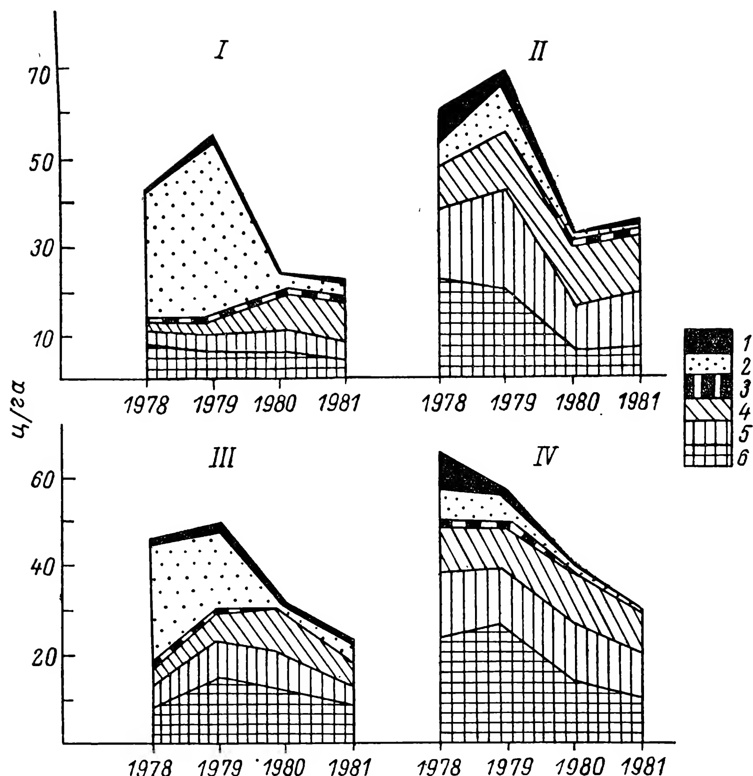


Рис. 2. Динамика урожая и ботанического состава травосмеси по вариантам опыта.

I — контроль, *II* — удобрение, *III* — полив, *IV* — удобрение с поливом. *1* — сорные виды, *2* — *Trifolium pratense*, *3* — *Medicago sativa*, *4* — *Bromopsis inermis*, *5* — *Dactylis glomerata*, *6* — *Festuca pratensis*.

Влияние экологических и ценотических условий на биоморфологические параметры трав

В табл. 2 приведены результаты трехфакторного дисперсионного анализа. Следует обратить внимание на то, что общий уровень факторизации (т. е. сумма влияния факторов опыта) в этом случае в 2—3 раза ниже, чем при анализе влияния факторов на урожай. Это легко объясняется широко развитой внутрипопуляционной дифференциацией растений. Работнов (1980, 1981) подчеркивает, что внутри одной популяции есть и процветающие, и угнетенные особи, что позволяет говорить о свойствах патиентности и виолентности на уровне отдельных растений. Рассматривать табл. 2 удобно одновременно со значениями средних по вариантам опыта (табл. 3).

Для *F. pratensis* удобрение было благоприятным в течение трех лет, причем доля дисперсии колебалась от 5 до 20%. В 1979 г., когда влияние удобрения оказалось недостоверным, отмечалось также значительное увеличение среднего веса растения и числа побегов в чистом посеве, однако поскольку удобрение не действовало на изученные параметры *F. pratensis* в травосмеси, это отражено долей дисперсии взаимодействия удобрения и ценотического фактора. Для веса растений влияние факторов выше, чем для числа побегов, так как естественно, что при благоприятных экологических условиях одновременно увеличивается и число побегов, и вес каждого из них. Полив достоверно, хотя и слабо (не свыше 10%) влиял также в течение 3 лет. Чрезвычайно интересно действие ценотического фактора в чистом виде и в сочетании с поливом и удобрением. В 1978 и 1979 гг. вследствие развития *T. pratense*, проявившего черты виолентности, в травосмеси складывались менее благоприятные условия, чем в чистом посеве. Это особенно ярко проявлялось на фоне внесения удобрения, что увеличило вес одного растения в чистом посеве в 6 раз, но не компенсировало ценотического стресса в травосмеси. В условиях полива 1979 г. (в 1978 г., как отмечалось, полив не проводился, так как осадки были обильны) положение резко

ТАБЛИЦА 3

Характеристика сухого веса и числа побегов по вариантам опыта (числитель — чистый посев, знаменатель — травосмесь)

Вид	Признак	Год	Контроль	Удобрение	Полив	Удобрение с поливом
Festuca pratensis	Вес растения	1978	2.3/6.5	15.7/5.9	—	—
		1979	2.4/3.7	6.1/3.6	2.7/8.1	8.3/3.9
		1980	2.1/4.4	6.1/15.3	4.6/3.7	2.9/4.3
		1981	2.7/3.0	4.0/4.2	3.4/3.3	6.1/4.2
	Число побегов	1978	14/23	43/20	—	—
		1979	13/18	23/19	20/33	34/22
		1980	9/20	26/32	21/15	11/16
		1981	15/18	22/26	22/16	28/23
Dactylis glomerata	Вес растения	1979	5.0/4.4	12.2/4.5	3.6/6.6	6.6/5.3
		1980	2.2/4.9	7.7/6.4	1.3/7.2	5.5/6.0
		1981	6.9/6.2	12.8/9.2	4.3/7.7	10.5/9.0
	Число побегов	1979	17/13	26/17	12/19	17/14
		1980	9/14	22/31	6/14	13/14
		1981	22/19	28/20	17/20	26/26
Trifolium pratense	Вес растения	1978	5.4/16.7	12.3/18.0	—	—
		1979	9.1/17.6	9.4/15.4	10.9/5.8	15.6/6.4
	Число побегов	1978	4/5	7/6	—	—
		1979	8/14	7/13	10/6	11/6
Medicago sativa	Вес растения	1978	4.0/2.5	7.0/3.6	—	—
		1979	4.1/2.9	6.2/4.0	4.8/3.5	3.3/1.1
	Число побегов	1978	3/2	4/3	—	—
		1979	3/2	4/2	5/3	3/2

изменилось. Для *T. pratense* этот фактор был отрицательным, у него проявились свойства патиента, а у всех видов злаков, напротив, виолентность. В условиях травосмеси вес *F. pratensis* был в 3 раза выше, чем в чистом посеве.

В 1980 и 1981 гг. после выпадения из травостоя *T. pratense* положение в корне изменилось: при отсутствии конкурента *F. pratensis* лучше развивалась в травосмеси, чем в чистом посеве, в особенности при удобрении. Стратегия патиентности, таким образом, более не проявлялась.

Для *D. glomerata* установлены аналогичные закономерности, только влияние *T. pratense* было менее существенным. В условиях контроля и даже удобрения *T. pratense* отрицательно влиял на *D. glomerata*, при поливе это влияние было слабым и ценотические преимущества получала *D. glomerata*. То, что биоморфологические параметры *F. pratensis* и *D. glomerata* в разных экологических и ценотических условиях изменяются параллельно, может служить косвенным показателем их относительной ценотической независимости и совместимости в одной травосмеси.

Для *T. pratense* на втором году жизни наиболее значимым фактором было ценотическое окружение. Доля влияния ценотического фактора в чистом виде составляла 12, а при взаимодействии с удобрением — 6%. Действительно, как явствует из анализа средних, в травосмеси *T. pratense* выступал как виолент, его особи были много крупнее, чем в чистом посеве. В этом случае полностью подтвердился вывод R. Turkington (Turkington e. a., 1977; Turkington, Harper, 1979; Миркин, 1982а, б) о том, что злаки смягчают конкуренцию в популяции бобовых. Полив, дававший преимущества *F. pratensis* и *D. glomerata*, был причиной перехода *T. pratense* на положение патиента: его особи вследствие подавления злаками имели вес в 2 раза меньше, чем в чистом посеве.

M. sativa оказалась в условиях опыта слабым компонентом и потому в условиях травосмеси во всех вариантах оказывалась на положении ценотически слабого растения-патиента.

В заключение подчеркнем, что в описанном опыте достаточно ярко проявились представления Работнова (1981) о пластичности стратегии видов на уровне популяции. Одна и та же популяция в разных экологических условиях оказывалась то на положении вызывающей фитоценотический стресс, то испытывающей стресс со стороны другой популяции. Без полива *T. pratense* выступал как виолент, а рыхлокустовые злаки вели себя как патиенты, которые развивались

хуже, чем в чистом посеве. При поливе положение менялось, и злаки, подавляя *T. pratense* и получая дополнительный азот, проявляли свойства виолентности, для них травосмесь была более благоприятна, чем чистые посевы. *M. sativa* во всех вариантах опыта и в силу неблагоприятной эколого-фитоценотической обстановки была на положении патиента.

Поскольку отношения рыхлокустовых злаков и *T. pratense* регулируются увлажнением, в принципе возможен подбор такого режима поступления влаги, который не будет давать преимущества ни злакам, ни бобовым и тем самым сделает их сочетание более стабильным. В описанном примере, поскольку срок жизни *T. pratense* невелик, такая постановка вопроса имеет чисто теоретический интерес, однако через регулирование условий можно повысить устойчивость травосмеси из видов с бóльшим сроком жизни. По этой причине подбор некоторых абсолютно «комплементарных» компонентов травосмеси, которые бы давали устойчивое сочетание вне зависимости от экологических условий, невозможен. Стабильность любого сочетания видов проявится лишь в определенном (и, видимо, крайне узком) диапазоне условий среды.

ЛИТЕРАТУРА

Григорьев И. Н., Антонова Н. Д., Миронова Л. Н., Миркин Б. М. Анализ ценотической позиции костра безостого в разных эколого-ценотических условиях. — В кн.: Статистические методы анализа и математическое моделирование фитоценотических объектов. Уфа: Изд-во Башкир. фил. АН СССР, 1982, с. 126—140. — *Губайдуллин Х. Г., Харисов М. К., Миркин Б. М.* Сравнительный анализ конкурентоспособности злаковых и бобовых в чистых посевах и травосмесях степного Зауралья Башкирии. — Тез. Всес. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск: Изд-во УГУ, 1981, с. 89—90. — *Дохман Г. И.* Экспериментально-фитоценологические основы исследования злаково-бобовых сообитаний. М.: Наука, 1979. 198 с. — *Злобин Ю. А.* Моделирование морфогенеза особей растений в условиях различных эколого-фитоценотических режимов. — В кн.: Статистические методы анализа и математическое моделирование фитоценотических объектов. Уфа: Изд-во Башкир. фил. АН СССР, 1982, с. 32—44. — *Комарова С. Д.* Взаимоотношение компонентов травосмесей орошаемого культурного пастбища в пойме р. Оки. — Докл. ТСХА, 1971, в. 175, с. 213—217. — *Котов П. В., Мухин Н. Г.* Влияние размещения компонентов травосмеси на урожай и ботанический состав корма в условиях орошения Центрально-Черноземной зоны. — Научн. тр. НИИСХ Центр.-черн. полосы, 1977, т. 14, № 3, с. 76—79. — *Куликова Н. М.* О взаимоотношениях между компонентами в двучленных травосмесях. — В кн.: Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань: Изд-во КГУ, 1964, с. 131—198. — *Куркин К. А.* Конструирование высокопродуктивных луговых агрофитоценозов: Тез. Всес. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск: Изд-во УГУ, 1981, с. 15—16. — *Минина И. П.* Луговые травосмеси. М.: Колос, 1972, с. 287. — *Миркин Б. М., Теркингтон Р. А., Каверс П. Б., Ларсен Л. В.* Взаимоотношения соседства в злаково-бобовых сообществах. — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 3, с. 392—394. — *Миркин Б. М., Теркингтон Р. А., Харпер Дж.* Рост, распределение и отношения соседства *Trifolium repens* на длительно используемом пастбище. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 3, с. 395—398. — *Миркин Б. М.* О типах эколого-ценотических стратегий у растений. — Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 5, с. 603—613. — *Понятовская В. М.* Корневые системы важнейших кормовых злаков и бобовых компонентов Калининградской области. — Тр. Бот. инст. им. В. М. Комарова АН СССР, 1955, сер. III, вып. 10, с. 238—245. — *Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций растений в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 2, с. 5—17. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 3, с. 64—79. — *Работнов Т. А.* Жизнеспособные семена в составе ценотических популяций как показатель стратегии жизни видов растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, вып. 3, с. 68—78. — *Рахтеенко И. Н., Будкевич Т. А.* Взаимовлияние клевера красного, люцерны и тимофеевки на их рост и продуктивность в смешанных посевах. — Вестн. АН БССР, сер. биол. науки, 1978, № 4, с. 10—15. — *Рахтеенко И. Н., Будкевич Т. А.* Эколого-физиологические основы взаимоотношений многолетних трав в агрофитоценозах. — Тез. Всес. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск: Изд-во УГУ, 1981, с. 98—100. — *Фролов Ю. В., Шацман Л. И., Фролова В. В.* Влияние костра безостого, житняка широколистного и люцерны желтой на жизнедеятельность клевера красного в смешанных посевах. — Научн. тр. Воронеж. СХИ, 1978, т. 98, с. 152—160. — *Хохлова Л. П.* Побегообразовательная способность и ботанический состав в зависимости от состава травосмесей. — Научн. тр. Омск. СХИ, 1978, т. 172, с. 24—29. — *Turkington R. A., Cavers P. B., Aarssen L. W.* Neighbour relationships in grass-legume communities. 1. Interspecific contacts in four grassland communities near London. Ontario. — Can. Bot., 1977, vol. 55, N 21, p. 2701—2711. — *Turkington R. A., Harper J. L.* The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. 1. Ordination, pattern and contact. — Journ. Ecol., 1979, vol. 67, p. 201—218.

Институт биологии БФ АН СССР,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 14 VI 1982.

УДК 582.34 : 633.2.03 Бот. журн., т. 69, № 6

В. Н. Макаревич, В. Д. Друзина

МОХОВОЙ ПОКРОВ НА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГАХ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ЭТИХ СООБЩЕСТВ

V. N. MAKAREVICH, V. D. DRUZINA. MOSS COVER IN UPLAND MEADOWS AND ITS SIGNIFICANCE FOR THESE COMMUNITIES

Рассматривается роль мохового покрова в жизни суходольного луга. Охарактеризованы особенности нарастания, отмирания, разложения и химизма общей массы зеленых мхов. Приведен структурный анализ мохового биогеогоризонта. Установлено преобладание в нем процессов диссимиляции растительного вещества над синтезом. На многолетнем экспериментальном материале в зависимости от режима использования луга показано значение мохового покрова в ходе трансформации растительного вещества суходольных лугов.

В ходе исследований, связанных с выяснением внутренних закономерностей становления, жизни и изменчивости растительных сообществ суходольных лугов, мы столкнулись с фактом недостаточной изученности одного из специфичных и обязательных компонентов этих лугов — мохового покрова.

Еще в 1914 г. В. Н. Сукачев (1916) первым обратил внимание на значение мохового покрова в жизни суходольных лугов, а также на его влияние на почвенные условия, микроклимат и непосредственно на травостой. В 1927 г. А. П. Шенников и Н. Е. Асеева (Асеева, Шенников, 1949) приступили к изучению влияния мохового покрова на семенное возобновление в ряде луговых ассоциаций, в том числе и мелкозлаково-разнотравных. Они проводили опыты, так же как и Сукачев, на площадках с удаленным и неудаленным моховым покровом. Была установлена прямая зависимость гибели всходов травянистых растений от степени замоховелости лугов. В 20-х годах на материковых лугах Ленинградской обл. аналогичными исследованиями занималась И. Д. Богдановская-Гиенэф (1926, 1954).

Подводя итоги изучению семенного возобновления растений на лугах нашей страны (почти за 60 лет), Т. А. Работнов (1969) отметил, что чаще всего наличие луговых мхов и находящихся среди них мертвых растительных остатков отрицательно сказывается на прорастании семян и выживаемости всходов. Гибель последних обычно происходит в течение всего вегетационного периода. Однако смертность ювенильных и имматурных растений в достаточно хорошо развитом моховом покрове ниже, чем без него. Работнов (там же: 826) объясняет это тем, что «при развитом моховом и мертвом покрове угнетающее влияние взрослых растений на прирост выражено в меньшей степени».

Если изучение мохового покрова получило свое развитие в связи с исследованиями возобновительных процессов на суходольных лугах, то сведения о нем в иных аспектах (участие в продукционном процессе лугов, трансформации растительного вещества и пр.) к 70-м годам оставались еще крайне скупыми. Разрозненными были и материалы, связанные с анализом минерального состава как отдельных видов мхов, так и мохового покрова суходольных лугов в целом (Ларин и др., 1951).

Повсеместное развитие с конца 60-х годов стационарных биогеоценологических исследований травянистой растительности послужило толчком к более углубленному изучению значения мохового покрова в жизни суходольных лугов (Понятовская, Макаревич, 1971; Макаревич, 1978; Друзина, 1978; Носова, 1978; Зайкова, 1980).

В настоящем сообщении приводятся материалы, раскрывающие до известной степени особое значение мохового покрова в жизни суходольных лугов. Объектами для исследований, начатых в 1956 г. на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Карельский перешеек, пос. Отрадное), служили суходольные полидоминантные средней замоховелости мелкозлаково-разнотравные и разнотравно-мелкозлаковые луга на сильно- и слабо подзолистых дерновых почвах различного механического состава (от песчаных до тяжелосуглинистых). Доминирующими видами цветковых растений

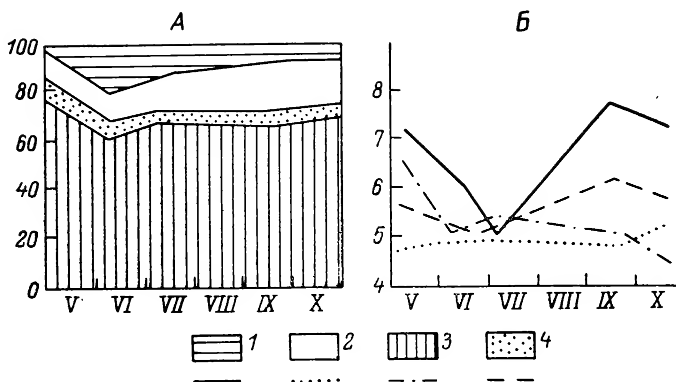


Рис. 1. Сезонная динамика растительной массы (*А*) и ее зольности (*Б*) мелкозлаково-разнотравных лугов в 1970 г.

1 — зеленая масса, 2 — мертвая надземная масса, 3 — подземная масса, 4 — моховой покров. *По оси абсцисс* — месяцы, *по оси ординат*: *А* — соотношение запасов растительных фракций, %; *Б* — зольность, %.

на этих лугах являлись *Agrostis tenuis* Sibth., *Anthoxanthum odoratum* L., *Alchemilla monticola* Opiz. Травостой на изучавшихся лугах был выровненным с довольно высокой степенью однородности. Средний коэффициент сходства флористического состава площадок по 0.25 м² составляет 51—54%. Высота травостоя — около 70—80 см, проективное покрытие равно 70—90%. Запасы надземной массы колебались в разные по погодным условиям годы от 16 до 40 ц/га.

Наиболее часто встречающимися видами мхов на этих лугах были *Rhytidiadelphus sguarrosus*, *Thuidium recognitum*, *Climacium dendroides*, *Mnium cuspidatum*. Всего на лугах Отрадного отмечено 15 видов зеленых мхов. Моховой покров в основном был неравномерным, его проективное покрытие колебалось от 40 до 90%, толщина — от 1 до 3 см. Все виды зеленых мхов, найденных здесь, — мезофиты, относящиеся по особенностям ритма развития к группе вечнозеленых растений. Масса мохового покрова в разные по погодным условиям годы на изучавшихся лугах составляла от 2 до 8—10% от всей надземной растительной массы в разгар развития травостоя. Колебалась она в среднем от 50 до 120 г на 1 м² (рис. 1). Величина этих запасов зависела, с одной стороны, от воздействия биотических факторов (высоты и плотности травостоя, его видового состава, морфологических особенностей особей отдельных видов и т. п.), с другой — от абиотических. Так, на суглинистых почвах масса тех же видов мхов была больше (от 51 до 126), чем на супесчаных (от 47 до 96 г на 1 м²). Существенно сказывались на состоянии мхов погодные условия и сезоны года. Так, темп нарастания мхов в весенние и особенно в осенние периоды вегетации оказался выше, чем летом. В это время травяной ярус или почти не развит, или уже отмирал и редел, что создавало для мхов повышенную освещенность.

Рост зеленых мхов на лугах пос. Отрадное начинался еще под снегом (март) и продолжался до осени (Кильдюшевский, 1971). По-видимому, подснежный рост мхов да и ряда цветковых растений можно объяснить образованием в условиях исследуемого района, как и в тундре, «естественных парничков» (Тихомиров, 1950: 74), или подснежных полостей с благоприятным температурным режимом. «Парнички» образовывались в конце зимы под снегом в результате совместного действия проникающего под снежный покров света и дыхания мхов и цветковых растений (Тихомиров, 1950, 1952; Савич-Любицкая, 1956). Установлено, что на лугах Отрадного (февраль—март) при мощности снегового покрова до 35—40 см разница в показателях температуры на поверхности снежного покрова и под ним доходила до 20°, причем температура на поверхности мохового покрова и почвы могла равняться 0.5—1°.

Отмирание мхов начиналось в первой половине лета и в возрастающем темпе продолжалось до осени. Процесс этот сопровождался слабым разложением отчленившихся частичек мха. В течение поздней осени и первой половины зимы ни роста, ни отмирания мхов обнаружено не было. Период интенсивного разрушения отмершей массы мхов приходился на конец февраля—март и завер-

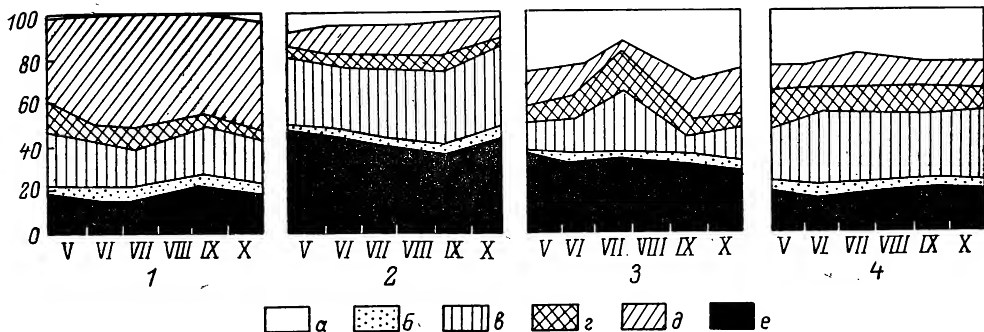


Рис. 2. Содержание зольных элементов в растительной массе мелкозлаково-разнотравных лугов.

1—4 — то же, что на рис. 1. *а* — Si; *б* — S и P; *в* — Ca; *г* — Mg; *д* — K; *е* — Fe, Al, Mn и Na.

шался обычно к июлю следующего года (Кильдюшевский, 1971). Соотношение живой и мертвой частей мохового покрова на опытных участках лугов в течение года оставалось относительно постоянным. В особо засушливые годы в летние месяцы наблюдался временный разрыв в функционировании мхов.

Зеленые мхи на лугах отличаются высокой зольностью, которая в течение ряда лет колебалась в пределах 4.5—6.3%. Зольность зеленой массы травостоя варьировала в пределах 5—8, мертвой его массы — 4.8—5.5, а подземных органов — от 3 до 7%. Минимум зольности у мхов на лугах приходится на летние месяцы (рис. 1). Зеленые мхи в лесных сообществах характеризуются более низкой зольностью — порядка 2.3—4% (Ларин и др., 1951; Рахманина и др., 1967). В моховом покрове лугов мы наблюдали и большее содержание Si, Fe, Al, Ca, Mg и K, чем в лесных мхах, при сходном содержании P и N. Содержание последнего во мхах лугов было очень низким — 0.4—0.9%. О содержании зольных элементов в различных фракциях травостоя и во мхах суходольных лугов можно судить по рис. 2.

Тот факт, что мхи на лугах оказались богаче зольными элементами, чем в лесу, вероятно, можно объяснить более благоприятными условиями их существования (питания, освещенности, водоснабжения и температуры) в луговом ценозе. Имеются все основания предположить, что мертвый покров в исследуемых нами луговых сообществах, так же как и лесная подстилка в лесных сообществах (Пономарева, 1972), обеспечивают определенный режим зольного и азотного питания для компонентов луговых ценозов. Находясь в тесном контакте с цветковыми растениями, мхи могут активно потреблять элементы питания, высвобождающиеся в процессе минерализации их мертвой растительной массы, богатой зольными элементами.

Во всех наших исследованиях луга рассматриваются как природные равновесные эколого-биологические системы, или биогеоценозы (Шенников, 1941; Работнов, 1973б, 1974, 1976), объединяющие в общем процессе обмена вещества и энергии живые и неживые компоненты (Сукачев, 1966, 1967; Лавренко, 1976). Костяком эколого-биологической системы луга является ее автотрофный компонент, сложенный из следующих основных стратиграфически, морфологически и функционально обособленных биогеогоризонтов (Бяллович, 1960; Понятовская, Макаревич, 1971; Работнов, 1976): травяного, мохового с содержащейся в нем луговой подстилкой и дернового (рис. 3). Все эти биогеогоризонты теснейшим образом взаимосвязаны в едином процессе ассимиляции—диссимиляции, аккумуляции энергии, продуцировании органического вещества и его переработки, разрушении и высвобождении энергии и простейших элементов питания.

В отличие от травяного и дернового биогеогоризонтов, морфологически более простых и сложенных надземной и подземной частями травостоя, моховой является иным не только по составу, но в значительной степени и по сложности строения (табл. 1). Стратиграфически моховой биогеогоризонт на изучавшихся нами суходольных лугах как бы органически входит в нижнюю часть травяного

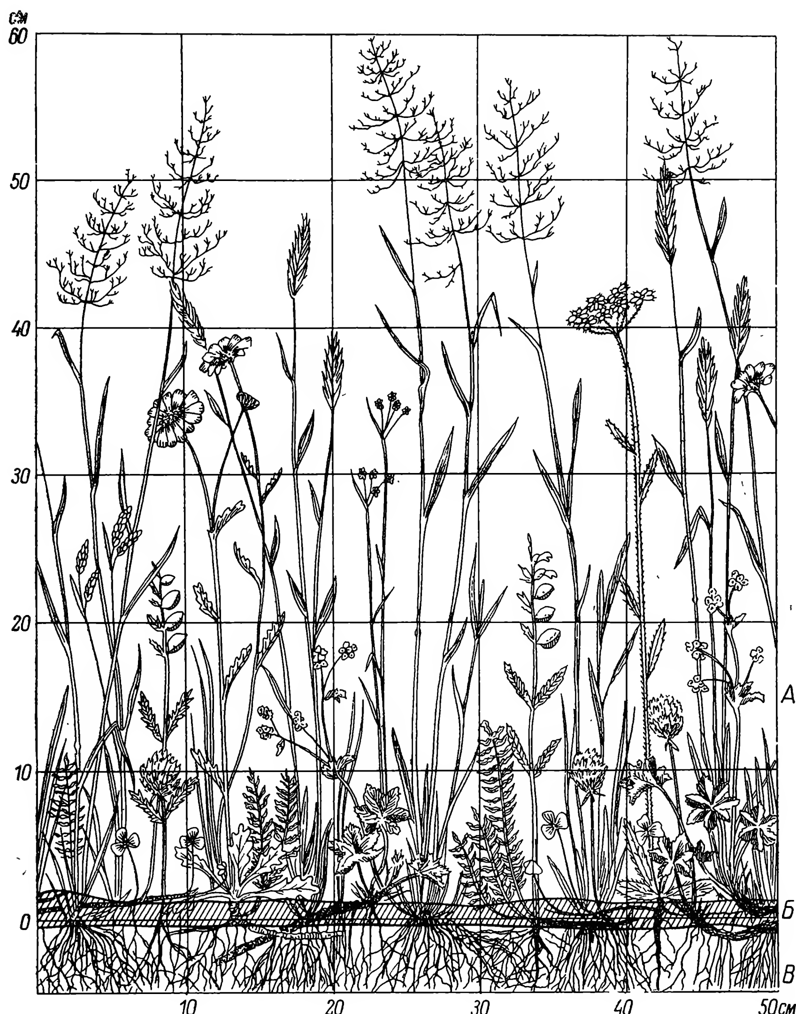


Рис. 3. Вертикальное строение растительной массы мелкозлаково-разнотравного луга. Биогеогоризонты: *А* — травяной, *Б* — моховой (*заштрихованная* часть рисунка), *В* — дерновый.

горизонта и совмещается с ним, сохраняя при этом все свои специфические особенности. Основной арматурный костяк этого биогеогоризонта составляет сложенная из зеленых мхов толща мохового покрова (52%). Последний сплошь пронизан основаниями живых побегов и черешков листьев взрослых цветковых растений, узлами кущения и сосущими корешками, многочисленными всходами и растениями в ювенильной фазе развития. Здесь же встречаются в различном обилии семена и плоды.

Существенной структурной частью мохового биогеогоризонта является луговая подстилка. Она сложена из разновозрастных мертвых растительных остатков в виде неоформленных частичек цветковых растений, измельченных механическим воздействием осадков, растущих побегов, ветра, животных (грызунов, насекомых, червей и т. п.). В разной степени разложенности эти остатки накапливаются не столько на поверхности, сколько в самой толще мохового покрова, составляя до 35% растительной массы, сосредоточенной в пределах мохового биогеогоризонта (табл. 1). Установлено, что количество подстилки довольно стабильно и мало зависит от погодных условий разных лет (Макаревич, 1978).

Как показали наблюдения Т. В. Павловой (1971), подстилка среди мохового покрова (в отличие от подстилок с участков, где мхи отсутствуют) содержит особенно много грибниц различных видов луговых грибов-редуцентов. Послед-

ТАБЛИЦА 1

Состав растительной массы в пределах мохового биогеогоризонта мелкозлаково-разнотравных лугов

Фракция	Абсолютно сухой вес, г на 1 м²	Процент
Моховой покров	290.0	51.6
Зеленые основания побегов, листьев и прочих частей цветковых растений	26.6	4.7
Ветошь (текущий опад) цветковых растений	43.3	7.8
Подстилка (многолетние бесструктурные остатки цветковых растений)	193.3	34.3
Корни и корневища	9.2	1.6
Всего	562.4	100.0

Примечание. Вес дан по средним данным из 12 площадок в 0.25 м².

ние в основном относятся к группе подстилочных базидиомицетов, имеющих на лугах при кислой реакции почв большое значение для разложения растительной массы. Очень богата в подстилке и бактериальная флора (Скалон, 1970). По сравнению с травяным биогеогоризонтом в моховом, где создаются особые фитоклиматические условия (повышенная влажность, иные температурные показатели и пр.), сильно увеличивается количество целлюлозоразрушителей, а также актиномицетов. Сами живые мхи на исследуемых лугах такого количества сапротрофов-редуцентов на себе не несут (Павлова, 1969, 1971; Мирошниченко и др., 1975), при отмирании они сразу же заселяются почвенными сапротрофами, преимущественно бактериями (Козловская, 1973).

Содержащийся в подстилке среди мохового покрова растительный материал очень неоднороден по фактуре. В верхней ее части преобладают более оформленные и рыхлые остатки цветковых растений. В нижней (более плотной) помимо растительного материала содержится много почвенных частиц. Они попадают сюда в результате перемешивающей деятельности насекомых и червей в зоне контакта подстилки с почвой. «Слоисто» распределенным оказалось и сапротрофное население в подстилке (Мирошниченко и др., 1975). Так, количество бактерий закономерно возрастало сверху вниз, а микромицетов, наоборот, — снизу вверх. Наиболее заселенной микроскопическими грибами была рыхлая и частично расположенная на поверхности мохового покрова подстилка. Наименее заселенными ее «слоями» были припочвенная и смешанная с почвой зоны. Все вышесказанное до какой-то степени позволяет приравнять луговую подстилку в моховом биогеогоризонте суходольных лугов (в пределах формаций душистоколосковников и обыкновенно-полевичников) к верхнему горизонту почвы A_0 и считать ее аналогом лесной подстилки.

Луговые сообщества, а следовательно, и все их растительные компоненты очень чутко реагируют на природные и антропогенные воздействия (Шенников, 1941; Работнов, 1973а, 1974). Так, при обеднении луговых почв элементами минерального питания наблюдается постепенный и длительный во времени переход мезофитных суходольных лугов в пустошную стадию, при увеличении влаги — гидромезофитизация их. При одновременном изменении видового состава (как цветковых растений, так и мхов) в первом случае наблюдается увеличение мощности мохового покрова вплоть до его преобладания по массе над травяным, во втором — мхи изреживаются и постепенно исчезают. При длительных антропогенных воздействиях идет полная, коренная и быстрая во времени перестройка луговых сообществ как биогеоценологических систем в целом.

Значение мохового биогеогоризонта в жизни суходольных лугов Отрадного довольно хорошо прослеживается в условиях длительного эксперимента, связанного с изучением динамики луговых сообществ в зависимости от режима использования луга (сроков скашивания, заповедности, внесения минеральных удобрений и пр.).

ТАБЛ

Встречаемость и проективное покрытие различ

Опытный участок	Годы наблюдений	Видовой состав									
		Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.		*Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb.		*Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr		*Mnium cuspidatum* Hedw.		*Mnium ortorrhynchum* Brid.	
		встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие
Сроки сенокошения											
ранний	1963	20	0.5	52	15.0	64	11.0	84	58.0	8	0.2
	1978	40	10.0	72	25.0	60	12.0	72	53.0	4	<0.1
обычный	1963	34	27.4	92	30.0	68	4.5	84	27.0	8	<0.1
	1978	44	30.0	72	22.0	52	8.2	68	37.1	12	0.1
поздний	1963	56	9.0	76	30.8	20	0.8	52	24.0	12	4.0
	1978	60	11.0	72	25.0	8	0.1	40	20.0	4	<0.1
Без сенокошения	1963	—	—	4	<0.1	—	—	—	—	—	—
	1978	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Неудобряемый (с обычным сроком скашивания)	1963	56	8.7	28	5.8	4	0.4	64	16.2	—	—
	1978	60	10.9	44	9.0	—	—	80	20.0	—	—
$N_{80}P_{190}K_{120}$ (с обычным сроком скашивания)	1963	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1978	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$N_{80}P_{190}K_{120}$ (с подсевом райграса высокого при обычном сроке скашивания)	1963	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1978	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Встречаемость и проективное покрытие определялись по отаве в сентябре в 25-кр

ТАБЛ

Состав растительной массы травяного и мохового биогеогоризонтов бывшего мелкозлаково-надземной

Опытный участок	Травяной биогеогоризонт									Мохо		
	живая зеленая масса			мертвая растительная масса						всего		
				ветошь (или текущий опад)			свежая подстилка над моховым покровом					
	10 IV	10 VII	2 XI	10 IV	10 VII	2 XI	10 IV	10 VII	2 XI	10 IV	10 VII	2 XI
Сроки сенокошения												
ранний	4.3	45.6	30.9	Нет	0.9	23.4	28.2	6.8	<0.1	32.5	53.3	54.3
обычный	3.3	57.8	22.0	»	4.9	22.2	18.0	2.0	Нет	21.3	64.7	44.2
поздний	2.4	73.8	12.6	»	13.0	35.9	39.6	0.4	1.2	42.0	87.2	49.7
Заповедный	0.8	56.9	21.4	»	10.8	64.9	99.2	32.3	13.7	100.0	100.0	100.0
Контроль при обычном скашивании	2.1	62.0	14.9	»	3.9	22.5	16.6	2.2	0.8	18.7	68.1	38.2
$N_{80}P_{190}K_{120}$	5.2	85.4	46.6	»	12.8	52.3	94.8	1.8	Нет	100.0	100.0	100.0
$N_{80}P_{190}K_{120}$ (с подсевом райграса высокого)	5.0	85.3	74.0	»	12.9	25.1	95.3	1.8	0.9	100.0	100.0	100.0
Контроль неудобряемый	2.5	59.4	11.1	»	8.4	16.7	17.9	2.9	0.7	20.4	70.7	28.5

Примечание. При раннем скашивании центральный укос был проведен 17 VI, а при позднем —

Как и всякие другие сообщества, луговые представляют собой сложные динамические системы, характерной чертой которых являются взаимоотношения между их растительными компонентами и между ними и средой обитания. Равновесие в этих системах поддерживается сенокосным режимом. Изменение устоявшихся в луговых ценозах взаимоотношений под тем или иным воздействием вызывает нарушение в соотношениях между видами травяного и мохового ярусов, что отражается на структуре, производительности и фитоклимате груп-

ИЦА 2

ных видов мхов (в %) в 1963 и 1978 гг.

мохового покрова участков													
Brachythecium starkei (Brid.) Br., Sch. et Gmb		*Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Miedl		*Polytrichum alpestre* Hoppe		*Polytrichum commune* Hedw.		*Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum.		*Bryum* sp.		Общее проективное покрытие мохового покрова	Число видов мхов на участке
встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие	встречаемость	покрытие		
12	0.5	8	1.0	4	0.1	—	—	—	—	4	1.2	87.5	9
4	<0.1	4	<0.1	4	0.1	8	1.0	—	—	—	—	100.0	9
12	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	89.5	6
16	1.2	—	—	4	0.1	—	—	—	—	—	—	100.0	7
16	1.7	20	3.7	—	—	—	—	—	—	—	—	74.0	7
4	<0.1	8	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	76.0	7
48	2.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.8	2
8	<0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	<0.1	1
—	—	24	2.0	16	1.8	—	—	4	0.7	—	—	35.6	7
—	—	8	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	40.0	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

атной повторности на площадках Раункиера. Прочерк означает отсутствие того или иного вида мха.

ИЦА 3

разнотравного луга в зависимости от режима его использования (в % от абс. сух. веса всей массы)

вой биогеогоризонт														
моховой покров									подстилка среди мохового покрова			Всего		
мхи						всего								
живая часть			отмершая часть											
10 IV	10 VII	2 XI	10 IV	10 VII	2 XI	10 IV	10 VII	2 XI	10 IV	10 VII	2 XI	10 IV	10 VII	2 XI
35.6	25.5	25.7	8.8	6.7	6.4	44.4	31.8	32.1	23.1	14.8	13.6	67.5	46.6	45.7
38.7	20.1	31.8	9.7	5.0	7.9	48.4	25.1	39.7	30.3	10.1	16.2	78.7	35.2	55.9
23.0	6.2	21.5	5.7	1.5	5.4	28.8	7.7	26.9	29.2	5.0	23.3	58.0	12.7	50.2
<0.1	Нет		<0.1	Нет		<0.1	Нет			Нет		<0.1	—	—
41.4	16.0	29.9	10.3	3.9	7.3	51.7	20.0	36.7	29.6	12.0	25.2	81.3	32.0	61.9
	Нет			Нет			Нет			Нет		—	—	—
	»			»			»			»		—	—	—
49.6	18.6	44.1	12.4	4.6	33.8	62.0	23.3	55.1	17.5	5.0	16.4	79.5	29.3	71.5

5 VIII. Повторность 6-кратная с площадок в 0.25 м².

пировок. При длительных воздействиях начинаются изменения в видовом составе ценозов, вплоть до формирования новых группировок. Именно такие изменения и произошли на луговых опытных участках в Отрадном (Макаревич, 1963, 1970). На месте мелкозлаково-разнотравного луга при раннем его скашивании развилось чисто мелкозлаковое сообщество при заметном увеличении обилия *Trifolium repens* L. и *Achillea millefolium*. L. При позднем сенокошении существенных изменений в сложении травостоя не произошло. Общее число

видов увеличилось с 50 до 60. На заповедном участке сформировалась новая группировка. Доминируют *Alopecurus pratensis* L., *Galium album* Mill., *Lathyrus pratensis* L., *Hypericum maculatum* Crantz. Видовой состав сократился втрое. При внесении $N_{80}P_{190}K_{120}$ осталась чисто злаковая группировка с преобладанием *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata* L. Число прочих видов — около 10. Поверхностный подсев *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl при ежегодном внесении $N_{80}P_{190}K_{120}$ привел к образованию моногруппировки из одного райграсса высокого. Сильно отразились различные режимы использования луга и на мхах. (табл. 2). Они сохранились на всех скашиваемых в разные сроки участках, причем за 15 лет (с 1963 г.) их видовой состав здесь почти не изменился. Масса мхов на участках с ранним и обычным режимом скашивания возросла на одну треть, а при позднем режиме их весовое обилие снизилось вдвое. По наблюдениям 1974—1976 гг., запасы мхов на этих участках колебались соответственно от 94.4 до 117, от 89.4 до 142.5 и от 15.8 до 56.8 г на 1 $м^2$. На удобряемых участках мхи выпали уже спустя 3—4 года после начала опыта (к 1958—1959 гг.). На заповедном участке моховой покров исчез к 1960 г., однако и сейчас здесь можно найти отдельные распластанные по поверхности почвы экземпляры *Brachythecium mildeanum*. Этот вид оказался наиболее устойчивым к почти полному затенению (1% от полной освещенности) травостоем и мощной (до 10 см толщины) подстилкой.

Произошедшие в результате опыта изменения в видовом составе травостоя и мхов отразились на распределении растительной массы по биогеогоризонтам (табл. 3). Так, на участках с разными сроками скашивания и контрольных моховой биогеогоризонт (моховой покров с подстилкой) составляет теперь в среднем около 50% от надземной растительной массы. На удобряемых и заповедном участках моховой биогеогоризонт практически сменился одной луговой подстилкой.

Сказались эти изменения и на ходе трансформации растительного вещества каждого из опытных участков. Так, проведенный химический анализ подстилок (или горизонта A_0) со всех опытных участков показал, что они различны по зольному составу. Содержание N было сходным в подстилках с участков с разными сроками сенокошения и заповедном (1.02—1.06%). На удобряемых участках подстилки оказались более богатыми N (1.52—1.62%) за счет влияния удобрений. Выявилось, что подстилки среди мохового покрова заметно богаче биогенными элементами (S, P, Mg) и, наоборот, беднее Ca и K, чем подстилки с участков, где мхи выпали (рис. 4). По-видимому, разложение растительных остатков и выщелачивание из них элементов питания при наличии мохового покрова идут более активно, чем без него. Возможно, что это объясняется иным и более богатым здесь составом подстилочных редуцентов (Павлова, 1969, 1971), насекомых и червей. Имеет значение и благоприятный для подстилочных редуцентов световой, водный и температурный режимы мохового биогеогоризонта (Горышина, Макаревич, 1973).

Все это вместе взятое отразилось и на величине подстилочно-опадного коэффициента (Родин и др., 1968), характеризующего скорость разложения растительного материала разных опытных участков (табл. 4). Из табл. 3 видна зависимость величины этого коэффициента от запасов подстилки и мощности мохового покрова. Чем меньше запасы подстилки при хорошо развитом моховом покрове (обычное и позднее скашивание), тем активнее идут процесс ее разрушения редуцирующими организмами и, следовательно, разложение растительного материала. Наиболее низкий подстилочно-опадный коэффициент (0.10) был на участке с поздним скашиванием травостоя. Это вполне естественно — запас подстилки здесь очень мал, а редуцентов в пределах мохового биогеогоризонта много. Самый высокий коэффициент (0.72) был на участке с ранним сроком скашивания. Здесь к осени нарастает отава, почти равная по массе основному укосу (табл. 3), и отмерший за зиму травостой не успевает разложиться, несмотря на обилие редуцентов.

Следовательно, величина возврата в почву зольных элементов и азота из растительных компонентов изучавшихся луговых сообществ зависит от всего комплекса изменений (вызванных режимом использования луга), и в том числе от наличия или отсутствия мохового биогеогоризонта. Так, при раннем скаши-

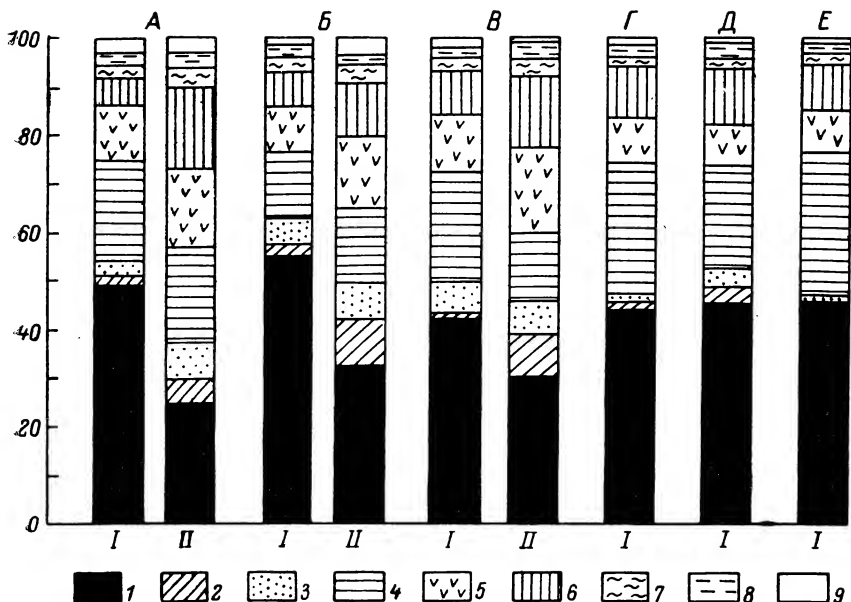


Рис. 4. Соотношение зольных элементов в подстилке (*I*) и в моховом покрове (*II*) луговых опытных участков в зависимости от режима их использования.

Участки с разными сроками сенокошения: *А* — ранним, *Б* — обычным, *В* — поздним, *Г* — $N_{80}P_{190}K_{120}$, *Д* — $N_{80}P_{190}K_{120}$ с подсевом райграсса высокого, *Е* — заповедный. Элементы: *1* — Si; *2* — Fe; *3* — Al; *4* — Ca; *5* — Mg; *6* — K; *7* — S; *8* — P; *9* — Na, Mn.

вании травостоя возвращалось в почву в среднем 15.9, обычном — 8.3, позднем — 2.4, внесении удобрений — 24.0 ц/га зольных элементов. В итоге с надземной массой возвращается в почву зольных элементов соответственно: 70, 52, 13, 50 и 100% (на заповедном участке) от их суммы. Если считать, что опад зеленых мхов на лугах Отрадного составляет 1/5 от общих их запасов (Кильдюшевский, 1971), то можно предположить, что возврат в почву зольных элементов из разлагающихся моховых остатков не превышал 6.6, а азота — 2 кг/га.

ТАБЛИЦА 4

Скорость разложения надземной растительной массы травостоя опытных участков в зависимости от режима их использования

Режим	Запасы, г на 1 м²			Подстилочно-опадный коэффициент
	растительная масса	зольные элементы	азот	
Раннее сенокошение (июнь) *	1254.1	41.55	13.69	0.72
Обычное сенокошение (июль)	1249.8	36.25	8.42	0.14
Позднее сенокошение (август)	2094.7	64.50	17.55	0.10
Заповедный (июль)	2711.3	63.37	12.38	0.27
Удобренный (июль)	2730.2	71.60	21.97	0.36
Удобренный с подсевом райграса высокого (июль)	2712.1	81.52	22.98	0.32

* Срок отчуждения травостоя или взятия пробы.

Таким образом, биопродукционный процесс в моховом биогеогоризонте по сравнению с процессами, идущими в травяном биогеогоризонте, как бы переходит в следующую фазу диссимиляции-деструкции первичного органического вещества, его минерализации и высвобождения при этом простых соединений. Здесь же частично происходит вторичное поглощение высвобождающихся органоминеральных соединений, т. е. замыкание биологического (или малого) круговорота веществ. Поэтому, вслед за Е. М. Лавренко и Н. В. Дылисом, мы

склонны рассматривать моховой биогеогоризонт на суходольных лугах как особую и очень специфичную переходную зону между «надземным и почвенным блоками сухопутного биогеоценоза» (Лавренко, Дылис, 1968 : 161), где сочетаются обе «биохимические функции живого вещества»: первая, — «связанная с питанием, дыханием и размножением организмов», и вторая — «с разрушением тела живого вещества и переходом его в косную материю» (Вернадский, 1965 : 265).

ЛИТЕРАТУРА

Асеева Н. Е., Шенников А. П. Материалы по семенному возобновлению луговых ассоциаций. — Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 1949, т. 69, вып. 3, с. 11—31. — *Богдановская-Гиэнеф И. Д.* К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах. — Дневн. Всес. съезда бот., янв. 1926: Зап. Лен. с.-х. инст., 1926, с. 216—253. — *Богдановская-Гиэнеф И. Д.* Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны. — Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 1954, вып. 34, с. 45—47. — *Бяллович Ю. П.* Биогеоценологические горизонты. Тр. МОИП, отд. биол., 1960, т. III, секц. бот., с. 43—60. — *Вернадский В. И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965. 374 с. — *Горышина Н. Г., Макаревич В. Н.* Влияние термического режима почв на ход вегетации и продуктивность некоторых луговых сообществ: Тр. ГГО им. А. И. Воейкова, вып. 306, Микроклиматология, 1973, с. 39—48. — *Друзина В. Д.* Динамика химизма растительной массы в луговом сообществе. — В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978, с. 195—218. — *Зайкова В. А.* Динамика луговых сообществ.: Л.: Наука, 1980. 216 с. — *Кильдюшевский И. Д.* Годичная динамика роста и отмирания *Rhytidiadelphus squarrosus* в Ленинградской области. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 8, с. 1183—1185. — *Козловская Л. С.* Сукцессии микроорганизмов и почвенных беспозвоночных в процессе разложения болотных растений: Тез. докл. совещ. Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии (Москва, 17—19 дек. 1973), вып. 3. М.: Наука, 1973, с. 108—109. — *Лавренко Е. М.* О некоторых современных задачах биогеоценологических исследований. — В кн.: Современное состояние и перспективы развития биогеоценологических исследований. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1976, с. 4—13. — *Лавренко Е. М., Дылис Н. В.* Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши СССР. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 2, с. 155—167. — *Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А.* и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. 1. М.; Л.: Сельхозгиз, 1951. 688 с. — *Макаревич В. Н.* Влияние на луговой травостой способов его использования. — В кн.: Комплексные экспериментальные геоботанические исследования: Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III, Геоботаника, вып. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 39—103. — *Макаревич В. Н.* Изменение состава и строения мелкозлаково-разнотравного сообщества в зависимости от различных мер воздействия. — В кн.: Луговой фитоценоз и его динамика. Тр. Бот. ин-та АН СССР, Сер. III, Геоботаника, вып. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1970, с. 54—146. — *Макаревич В. Н.* Динамика растительной массы лугового сообщества с учетом ее структурного состава. — В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978, с. 169—194. — *Мирошниченко Е. Д., Павлова Т. В., Скалон И. С.* Сукцессии микроорганизмов надземной растительной массы луговых сообществ. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 12, с. 1749—1754. — *Носова Л. М.* Суходольный луг как биогеоценоз. М.: Наука, 1978. 84 с. — *Павлова Т. В.* Базидиальные грибы, развивающиеся на растительных остатках на лугах. — Микол. и фитопат., 1969, т. 3, вып. 6, с. 502—506. — *Павлова Т. В.* Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 3, с. 414—416. — *Пономарева В. В.* Условия водно-минерального питания растений, типы растительности и почвообразования. — В кн.: Сб. работ Центрального музея почвоведения им. В. В. Докучаева, вып. 5. М.; Л.: Наука, 1972, с. 24—56. — *Понятовская В. М., Макаревич В. Н.* О вертикальном строении надземной части лугового биогеоценоза (на примере полидоминантных суходольных лугов). — Бот. журн., 1971, т. 56, № 7, с. 947—952. — *Работнов Т. А.* Итоги семенного размножения растений на лугах в СССР. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 6, с. 817—833. — *Работнов Т. А.* Изучение лугов с целью разработки биогеоценологических основ луговодства (Программа исследований). — Бот. журн., 1972, т. 57, № 7, с. 737—749. — *Работнов Т. А.* Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М.: Наука, 1973а. 178 с. — *Работнов Т. А.* Луга как биогеоценозы. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973б, с. 189—197. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с. — *Работнов Т. А.* Современное состояние изученности луговых биоценозов в СССР. — В кн.: Современное состояние и перспективы развития биогеоценологических исследований. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1976, с. 46—72. — *Рахманина А. Т., Друзин А. В., Знаменская Л. А.* Зольный и биохимический состав основных доминантных растений восточно-европейской лесотундры. — В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л.: Наука, 1967, с. 244—266. — *Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 142 с. — *Савич-Любицкая Л. И.* О жизнедеятельности мхов под снежным покровом. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 1, с. 85—89. — *Скалон И. С.* Влияние различных сроков скашивания и минеральных удобрений на микробиологическую активность почвы и ризосферы мелкозлаково-разнотравного сообщества. — В кн.: Луговой фитоценоз и его динамика: Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III, Геоботаника, вып. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1970, с. 241—250. — *Сукачев В. Н.* Княжедворский луговой стационарный пункт в 1914—1915 гг.: Материалы по организации и культ. корм. площади, вып. 14, Новгород, 1916. 92 с. — *Сукачев В. Н.* Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1966. с. 7—19. —

Сукачев В. Н. Биогеоценология и ее современные задачи. — Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 5, с. 501—509. — *Тихомиров Б. А.* К биологии растений Крайнего Севера. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1950, вып. 4, с. 68—75. — *Тихомиров Б. А.* Значение мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 5, с. 629—638. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 512 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 448 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 24 V 1983.

УДК 581.524.44 : 582.572.2

Бот. журн., т. 69, № 6

В. А. Смагин

СМЕНЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИ ЗАРАСТАНИИ МЕЛКИХ ОЗЕР ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

V. A. SMAGIN. VEGETATION SUCCESSIONS OF SHALLOW LAKES AS AFFECTED BY THE ANTHROPOGENIC FACTOR

Из-за возрастающей антропогенной нагрузки на природную среду в ней часто происходят необратимые процессы изменения, одним из вариантов которых является превращение мелких озер в течение 1—2 десятилетий в болота. Смены растительности, протекающие при таком заболачивании озер, показаны на примере озер юго-восточной части Карельского перешейка (Ленинградская обл.).

Проблема антропогенного воздействия на экосистемы озер в последнее время очень актуальна, так как усилившаяся хозяйственная деятельность человека стала ведущим фактором деградации многих озер. Наиболее существенны два вида антропогенного воздействия — евтрофирование и мелиорация. Евтрофирование — насыщение воды биогенными веществами — усиливает продукционные процессы в озере, ускоряет его заболачивание. В глубоких озерах оно вызывает развитие фитопланктона, в мелких — высшей водной растительности. Мелиорация, обусловливая снижение уровня воды в озере, также способствует его зарастанию.

В последнее время появился ряд работ, посвященных изучению реакции высшей водной растительности на антропогенное воздействие. Влияние антропогенного евтрофирования водоемов на высшую водную растительность рассмотрено Т. Н. Покровской (1975, 1978, 1981), В. Степанавичене (1979), Ш. И. Коганом (1980), А. А. Мяэметсом (1980), Н. Н. Смирновой (1981), В. С. Житковым (1981). Зарастание озер вследствие обмеления, вызванного мелиорацией, исследовали А. И. Глазачева (1975) и И. И. Николаев (1977а, 1977б). Зарастание озера под совместным влиянием мелиорации и евтрофирования описано J. Merilainen и H. Toivonen (1979). Имеются указания на заболачивание озер вследствие антропогенного воздействия (Николаев, 1975; Шилов, 1981; Лесненко, 1982, и др.). Однако подробно механизмы антропогенного заболачивания озер до сих пор не рассмотрены.

В 1981—1983 г. я изучал антропогенное заболачивание нескольких озер, расположенных в юго-восточной части Карельского перешейка (Ленинградская обл.). Они представляют собой первичные болотные озера с ложем корытообразной формы, ровным плоским дном, их глубина около 2 м. Расположены они среди мезотрофных болот на небольшом расстоянии друг от друга. Возраст болот, по данным пыльцевого анализа, в сравнении с пыльцевыми диаграммами, составленными в аналогичных условиях, определен в 8 тыс. лет. Эти озера, будучи генетически однородными, одновозрастными, морфометрически близкими, испытывают антропогенное воздействие в разной степени, поэтому здесь для изучения изменения растительности озер хорошо применим метод пар (Коплан-Дикс, 1980). Сущность метода заключается в сравнении озер, близких по физико-географическим данным, но существенно различных по антропоген-

ному воздействию. За эталонное озеро принимается такое, которое не подвержено антропогенному воздействию, и его состояние рассматривается как исходное для озер, испытывающих аналогичное воздействие.

Для выявления смен растительности при зарастании и заболачивании каждого озера был использован метод эколого-фитоценотических рядов. На профилях, пересекающих озеро на равном расстоянии друг от друга, были сделаны геоботанические описания, сопровождаемые бурением или зондировкой торфяной залежи.

Оз. Волоярви (15 га) находится в северной части Сокольего болота, не нарушенной хозяйственной деятельностью человека. Уровень воды в нем не снижался, источников евтрофирования в пределах водосбора озера нет. Озеро олиготрофное. Высшая водная растительность представлена лишь небольшими разреженными (5% покрытия) зарослями *Nuphar lutea*, расположенными вдоль берега; в узких, глубоко вклиненных в берег заливах они более сомкнутые (40% покрытия).

Оз. Сокольє № 1 (6.5 га) расположено в южной части того же болота, в 15 км к югу от оз. Волоярви. В этой части болота с конца 40—50-х гг. велись торфоразработки. Озеро состоит из двух плесов. Из него вода идет в мелиоративный канал (раньше их было 4, к настоящему времени 3 из них высохли). Еще несколько каналов проходит в непосредственной близости от озера. Кроме того, к нему с двух сторон вплотную примыкают торфяные карьеры. Вследствие этого уровень воды в озере к настоящему времени снизился на 0.5—0.6 м, на что указывают отвесные берега, поднимающиеся над водой на 0.8 м. В непосредственной близости от озера источники евтрофирования отсутствуют. Озеро мезотрофное (см. таблицу).

Химический состав воды исследованных озер *

Название озера	$P_{общ}$, мг/л	N, мг/л	pH	Тип озера **
Волоярви	0.013	0.47	5.70	Олиготрофное
Соколье № 1	0.017	0.68	5.50	Мезотрофное
Соколье № 2	0.575	1.83	5.07	Евтрофное
У поселка № 12	0.046	0.83	6.22	»

* Данные о содержании в воде исследованных озер N и P получены в лаборатории гидрохимии Института озероведения АН СССР, pH определен в почвенно-экологической группе отдела геоботаники БИНа.

** Тип озера согласно классификации R. Vollenweider и J. Kerekes (1980).

Малый плес озера (1.5 га) наполовину превратился в болото. Моховой ярус образуют евтрофные виды сфагнов *Sphagnum squarrosum*, *S. riparium*, *S. obtusum*. Наибольшую площадь занимает здесь асс. Carex rostrata — Menyanthes trifoliata—Sphagnum obtusum. Оставшийся в центральной части участок открытой воды почти лишен растительности. Здесь отмечены лишь отдельные пятна *Nuphar lutea*.

Типичный пространственно-динамический ряд растительности здесь выглядит так. 1. Край надиловой сплавины (ширина 3 м): асс. Carex rostrata—Sphagnum squarrosum (проективное покрытие 20%)+Drepanocladus exannulatus. Глубина воды [1] до 0.03 м, торфяной залежи (осоково-гипновой низинной) — 1.1—1.2 м. → 2. Участок надиловой сплавины (ширина 20 м): асс. Carex rostrata—Menyanthes trifoliata—Sphagnum obtusum. Уровень воды [2] находится на глубине 0.03—0.1 м. Глубина торфяной залежи (осоковой низинной) 1.4—1.5 м. → 3. Участок сплавины, примыкающий к берегу (ширина 5 м): асс. Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium. Уровень воды — на глубине 0.12 м. Глубина торфяной залежи (осоковой низинной) — 1.5 м. Временной динамический ряд растительности, восстановленный на основании бота-

[1] Глубина воды — толщина слоя воды над поверхностью сплавины.

[2] Уровень воды — верхняя граница внутризалежных вод, измеренная от поверхности сплавины.

нического состава торфа, сходен с пространственным рядом, он следующий: 1. Carex rostrata—Drepanocladus sp. → 2. Carex rostrata. → 3. Carex rostrata—Sphagnum sp.

Большой плес (5 га) зарастает медленнее, к настоящему времени заросла лишь $^{1}/_{10}$ его часть, а сфагновый покров образовался только в узком, глубоко врезанном в берег заливе. Пространственно-динамический ряд в заливе был летом 1981 г. следующим: 1. Участок, примыкающий к открытой воде (ширина 8 м): асс. Eleocharis palustris. Глубина воды 0.2—0.3 м, торфяной залежи — 0.3—0.4 м. → 2. Участок шириной 20—25 м: асс. Eleocharis palustris—Drepanocladus exannulatus. Глубина воды 0.1—0.2 м, торфяной залежи — 0.4—0.5 м. → 3. Участок шириной 10—15 м: асс. Eleocharis palustris+Carex rostrata — Drepanocladus exannulatus. Глубина воды 0.02—0.10 м, торфяной залежи — 0.5—0.6 м. → 4. Участок шириной 3 м: асс. Calla palustris+Comarum palustre — Drepanocladus exannulatus. Глубина воды 0—0.02 м, торфяной залежи — 0.7 м. → 5. Участок шириной 40 м: асс. Calla palustris+Comarum palustre—Sphagnum riparium. Уровень воды находится на глубине 0.07 м. Глубина торфяной залежи 0.8 м.

Временной динамический ряд растительности, согласно ботаническому составу торфа, здесь выглядит так (от нижних слоев к верхним): 1. Carex rostrata+Equisetum fluviatile — Drepanocladus sp. → 2. Carex rostrata+Equisetum fluviatile—Sphagnum sp. → 3. Carex rostrata—Sphagnum sp. → 4. Sphagnum sp. На участках, где нет сфагнового покрова, последние три звена временного ряда отсутствуют. Залежь там сложена гипновым, а нижние слои — часто древесно-гипновым торфом. Дно озера, даже в центральной части, усеяно древесными остатками, которые появились в придонном торфе из-за наноса с берега. И здесь в основных чертах наблюдается сходство между пространственно-динамическим рядом растительности и временным. Также прослеживается переход от гидрофильно-травяных и гипновых сообществ к сфагновым. Главное же различие заключается в том, что в нижних слоях залежи много остатков хвоща, тогда как в современной растительности данного участка озера он представлен незначительно, зато много здесь *Eleocharis palustris*.

На остальной части плеса в 1981 г. пространственно-динамический ряд был таким: 1. Участок, примыкающий к открытой воде, шириной 3—4 м: асс. Eleocharis palustris. Глубина воды 0.25—0.3 м, торфяной залежи — 0.25—0.3 м. → 2. Участок, примыкающий к берегу (ширина 2—3 м): асс. Typha latifolia+Scirpus sylvaticus—Eleocharis palustris+Carex rostrata. Глубина воды 0.05—0.2 м, торфяной залежи — 0.35—0.5 м. Кроме того, вдоль северного берега на расстоянии 30—40 м от него тянется моновидовая заросль *Equisetum fluviatile* (ширина 40 м). Глубина воды 0.6—0.8 м, торфа — 0.15—0.2 м. Это слаборазложенный (5—10%) хвощовый низинный торф с незначительным количеством остатков березы. Торфяные залежи в пределах этого плеса, за исключением небольшого участка во внутренней части залива, маломощны, сложены одним или двумя видами торфа.

Летом 1981 г. рядом с озером было произведено углубление мелиоративных каналов, в результате чего уровень воды в озере в 1982 г. снизился еще на 0.2 м. На малом плесе существенных изменений в растительности не произошло, а на большом они имели место. Пространственно-динамический ряд растительности, характерный для основной части плеса, претерпел следующие изменения: сообщества обеих ассоциаций, составлявшие ряд в 1981 г., сменились сообществом асс. Carex rostrata—Sphagnum balticum, которое заняло также территорию, лишенную растительности в 1981 г. Ширина участка под этой ассоциацией 20 м. Уровень воды на глубине 0.03—0.10 м. Глубина торфяной залежи — 0.15—0.2 м. Уменьшение ее мощности по сравнению с 1981 г. произошло из-за обсыхания и уплотнения. Далее, к центру озера, на территории, лишенной растительности в 1981 г., располагаются сообщества асс. Eleocharis palustris+Carex rostrata—Drepanocladus exannulatus и асс. Typha latifolia—Eleocharis palustris+Carex rostrata — Drepanocladus exannulatus.

В 1983 г. граница прибрежного сфагново-осокового сообщества не изменилась, а остальные сообщества прошлогоднего ряда сменились сообществом асс. Carex rostrata—Drepanocladus exannulatus. Сообщество асс. Typha lati-

folia—Carex rostrata+Eleocharis palustris — Drepanocladus exannulatus сместилось к центру озера, занимая участок шириной 10 м, в прошлом году лишенный растительности. Аналогичные изменения произошли и в заливе. Не изменилось только заключительное звено ряда асс. Calla palustris — Comarum palustre—Sphagnum riparium. Остальные сообщества сменились сообществом асс. Carex rostrata — Drepanocladus exannulatus, которое занимает участок, в 1981 г. лишенный растительности. Далее, вдоль края открытой воды, тянется сообщество асс. Typha latifolia—Carex rostrata.

Оз. Соколье № 2 находится в 1 км от оз. Соколье № 1. Оно очень пострадало от мелиорации: сильно обмелело (на 1 м) и распалось на четыре части, площадью 8 га (эту часть в дальнейшем будем называть озером № 2а), 1.5 га (соответственно № 2б), 0.5 и 0.2 га. Эти озера находятся в многоугольнике, сторонами которого являются мелиоративные каналы. Две мелиоративные канавы соединяют эти каналы с озером № 2а, а третья — с озером № 2б. Кроме того, в отличие от оз. Соколье № 1 участок болота, прилегающий к этим озерам, разрабатывался фрезерным способом и на близлежащие фрезерные поля вносились аммиачные удобрения, которые попадали в озеро в значительном количестве; так что оно стало евтрофным (см. таблицу).

К настоящему времени озера № 2а, № 2б и два маленьких озерка полностью превратились в болото. Почти на половине площади озера № 2а располагаются сфагновые сообщества, образованные теми же видами, что и на вышеуказанных озерах. На озере № 2б на их долю приходится $^2/_3$ площади. В качестве примера пространственно-динамического ряда для оз. Соколье № 2 рассмотрим ряд, наблюдаемый на озере № 2б. 1. Центральная часть озера (ширина 15—20 м): асс. Equisetum fluviatile—Drepanocladus exannulatus. Здесь сохраняется в значительном количестве *Potamogeton natans*. Глубина воды 0.3—0.4 м, торфяной залежи — 0.15—0.2 м. → 2. Участок шириной 15—20 м: асс. Carex rostrata+Equisetum fluviatile—Comarum palustre—Drepanocladus exannulatus. Глубина воды 0.1—0.15 м, торфяной залежи — 0.4—0.45 м. → 3. Участок шириной 15—20 м: асс. Carex rostrata+Equisetum fluviatile—Comarum palustre—Sphagnum obtusum+Drepanocladus exannulatus. Глубина воды 0—0.07 м, торфяной залежи — 0.6 м. → 4. Полоса вдоль берега (ширина 40 м): асс. Carex rostrata+Equisetum fluviatile—Menyanthes trifoliata—Sphagnum obtusum. Уровень воды находится на глубине 0.08—0.12 м. Глубина торфяной залежи 0.75—0.95 м. Временной динамический ряд растительности, согласно ботаническому составу торфа, в наиболее полном виде здесь выглядит так: 1. Drepanocladus sp. → 2. Carex rostrata+Equisetum fluviatile — Drepanocladus sp. → 3. Carex rostrata+Equisetum fluviatile—Sphagnum sp. → 4. Sphagnum sp. Естественно, что этот ряд приурочен к участку, занятому сфагновым сообществом. Параллель между пространственно-динамическим рядом растительности и воссозданным по ботаническим остаткам временным динамическим рядом очевидна.

Оз. «У поселка № 12» — безымянное озеро, площадью 6 га, расположено на окраине Борисовского болота, на котором велись торфоразработки способом «малый гидроторф», закончившиеся к началу 50-х гг. Карьеры торфоразработок вплотную подходят к озеру. Кроме того, вдоль южного берега озера, на расстоянии 3 м от него, проходит мелиоративный канал (глубина 1.5, ширина 2 м), другой канал непосредственно соединен с озером и отводит от него воду. Уровень воды за последние 20 лет, по свидетельству местных жителей, а также судя по очертаниям берега, снизился на 0.5—0.6 м. В 60-е и начале 70-х гг. на берегу озера находилось открытое хранилище органоминеральных удобрений, которые в значительном количестве попадали в озеро путем поверхностного смыва. Озеро стало евтрофным (см. таблицу), заросло и почти полностью превратилось в болото. Собственно от озера остался лишь участок в центральной части (0.8 га), густо заросший *Potamogeton natans*, а местами — и гипновым мхом *Drepanocladus exannulatus*. Далее по направлению к южному берегу пространственно-динамический ряд растительности выглядит так: 1. Участок шириной 5—10 м: асс. Typha latifolia—Carex rostrata. Здесь обильны *Hippuris vulgaris*, *Carex cinerea*, *Eleocharis palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Utricularia vulgaris*. Единично встречаются *Potamogeton natans* и *Nuphar lutea*. Глубина воды 0.15—0.4 м, торфяной залежи — 0.6—0.75 м. → 2. Участок шириной 30 м: асс. Carex

rostrata—Comarum palustre—Utricularia vulgaris+Sphagnum squarrosum. Глубина воды 0.0—0.01 м, торфяной залежи — 0.65 м. → 3. Участок шириной 60—70 м: асс. Carex rostrata—Comarum palustre—Sphagnum obtusum. Уровень воды находится на глубине 0.05—0.1 м. Глубина торфяной залежи 0.35—0.6 м. → 4. Участок шириной 15—20 м: асс. Salix cinerea — Molinia coerulea—Viola palustris—Sphagnum fimbriatum+Polytrichum alpestre. Уровень воды находится на глубине 0.15—0.2 м, глубина торфяной залежи 0.1—0.35 м. Пространственно-динамический ряд растительности по направлению к северному берегу такой. 1. Участок шириной 40 м: асс. Phragmites australis—Carex rostrata. Здесь обильны те же виды растений, что указаны для первого звена предыдущего ряда. Кроме них, обильны *Thelypteris palustris* и *Stellaria palustris*. Глубина воды 0.25—0.4 м, торфяной залежи — 1—1.15 м. → 2. Участок шириной 20—30 м: асс. Phragmites australis—Carex rostrata—Comarum palustre—Sphagnum riparium. Уровень воды находится на глубине 0.05 м. Глубина торфяной залежи 1.2—1.3 м. Временной динамический ряд растительности, построенный на основании ботанического состава торфа на месте осоково-сфагновых сообществ, выглядит так: 1. Carex rostrata. → 2. Carex rostrata—Sphagnum sp. → 3. Sphagnum sp. Иногда этот ряд теряет какое-либо звено. Сходство между ним и пространственно-динамическим рядом растительности заметно. Под тростниково-сфагновыми сообществами торфяная залежь сложена также осоковым и осоково-сфагновым торфами. Остатки тростника имеются в разных слоях залежи, но в незначительном количестве.

В ходе своего развития все озера заполняются отложениями, мелеют и рано или поздно зарастают и заболачиваются. Этим завершается их жизненный цикл. Пример оз. Волоярви показывает, что болотные озера, расположенные в этом районе, зарастают медленно, еще далеки от стадии старости и заболачивания. Они относятся к олиготрофному типу. Берега их отвесные, глубина воды сразу же у берега больше 1 м. Это затрудняет и делает невозможными поселение и развитие воздушно-водной растительности. Антропогенное же воздействие резко нарушает их естественный цикл развития. Снижение уровня воды, обмеление озера из-за мелиорации создают благоприятные условия для зарастания. Евтрофирование вызывает повышение продуктивности растительности, что при недостатке кислорода в воде приводит к торфонакоплению. Вычленить и рассмотреть отдельно влияние каждого из этих факторов на развитие растительности в данных озерах не представляется возможным, так как все они, кроме эталонного, испытывают воздействие обоих факторов.

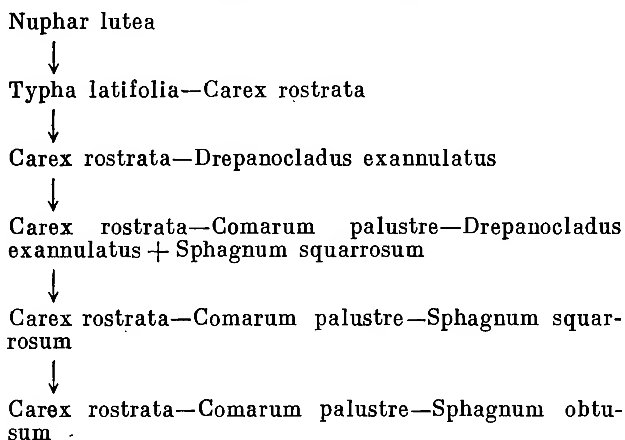
Оз. Соколье № 1 обмелело из-за мелиорации, но воздействие евтрофирования испытало в очень слабой степени. Евтрофирование произошло в основном из-за уменьшения объема воды. Озеро стало мезотрофным (см. таблицу). Наиболее сильно зарастает и заболачивается малый, защищенный от ветра плес озера. Большой плес зарастает медленно, заросла лишь $^1/_{10}$ часть его площади. Медленно происходит и торфонакопление, глубина придонной торфяной залежи достигает 0.4—0.5 м (в осушенном состоянии — 0.15—0.2 м). Исключением является только глубоко врезанный в берег, защищенный от волн залив, где глубина торфяной залежи достигает 1 м.

Оз. Соколье № 2 наиболее пострадало и от мелиорации, и от евтрофирования. Озеро стало евтрофным, причем концентрация азота и фосфора в нем столь велика, что оно близко к превращению в гипертрофное (см. таблицу). К настоящему времени (за 20—25 лет) оно полностью превратилось в болото с торфяной залежью глубиной до 1.2 м.

Оз. «У поселка № 12» подверглось и обмелению из-за мелиорации, и евтрофированию под антропогенным воздействием. Озеро стало евтрофным (см. таблицу). К настоящему времени озеро, несмотря на неизрезанность береговой линии, на большей части своей площади превратилось в болото. Глубина торфяной залежи в основном 0.5—1, а местами — до 1.5 м.

Зарастание и заболачивание исследуемых озер под антропогенным влиянием происходит следующим образом. После того как озеро обмелело, подверглось евтрофированию, вдоль его берега появляется пояс воздушно-водных растений. В сообществах этих растений часто есть моховой ярус, образованный *Drepanocladus exannulatus*. Под ними откладывается гипновый, хвощово-гипновый,

осоково-гипновый, осоковый, хвощовый торф. Торф откладывается не только непосредственно под сообществами-торфообразователями, но и на дне соседних участков озера, еще лишенных растительности. Сюда он приносится водой. Это способствует расширению пояса воздушно-водных растений, единственного на первом этапе зарастания озера. Пояс растений с плавающими листьями будучи вытесненным из укрытых от волн заливов исчезает. Но по мере отложения торфа происходит внедрение новых, болотных видов растений, в том числе сфагнума. Постепенно он образует сомкнутый моховой ярус. Появляется второй пояс растительности — сфагновый. Начинает откладываться гипново-сфагновый, осоково-гипново-сфагновый, осоково-сфагновый, хвощово-сфагновый, сфагновый торф. Дальнейшее развитие растительности заключается в последовательном перемещении обоих поясов к центру озера. По мере приближения к центру озера продвижение пояса воздушно-водной растительности замедляется, ширина его уменьшается. Увеличивается площадь, занятая сфагновыми сообществами. Когда от озера остается небольшой (1.5 га и меньше) участок с открытой поверхностью воды, где не ощутима волновая деятельность, появляется третий пояс — растительность с плавающими листьями. В дальнейшем пояс сфагновой растительности занимает всю поверхность озера, остальные пояса исчезают (см. схему).



На месте озера образуется мезотрофное болото с торфяной залежью глубиной 1 м. Весь цикл превращения мезотрофного озера, почти полностью лишенного растительности, в мезотрофное болото совершается за 20 лет. Быстрота смен растительности определяет экологическую пестроту ее состава. Здесь встречаются следующие сообщества: Carex rostrata — Comarum palustre—Sphagnum obtusum (проективное покрытие 80%)+Nuphar lutea, Scirpus lacustris—Carex rostrata+Equisetum fluviatile—Comarum palustre—Sphagnum squarrosum (пр. п. 60%)+Utricularia vulgaris.

Поясно-концентрическое зарастание — не единственный вариант антропогенного зарастания озера. При более сильном обмелении озера, когда средняя его глубина оказывается меньше 1 м, при наличии плоского дна, без более глубокой центральной части, зарастание может начинаться сразу по всей площади озера или с нескольких участков, расположенных в разных его частях. В этом случае будет происходить многоочагово-поясное зарастание или поясность вообще будет не выражена, а растительность будет иметь мозаичный характер. Примером такого зарастания является озеро № 2а.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Зарастание и заболачивание озер Сокольє № 1 и Сокольє № 2 и оз. «У поселка № 12» произошли из-за антропогенного воздействия.

2. Эти озера зарастают укореняющимися растениями. Надводных сплавин здесь нет.

3. Для растительности этих озер характерна поясность, но она не всегда хорошо выражена, зато всегда отмечена мозаичность растительности.

4. Зарастание этих озер принципиально не отличается от естественного зарастания (Сукачев, 1926), но отличается рядом существенных особенностей: а) чрезвычайно высокими темпами как самого зарастания, так и торфонакопления; б) пестрым экологически разнородным составом формирующейся растительности; в) зарастание может начинаться не только от берега, но и с центральной части озера, примером чего может служить заросль *Equisetum fluviatile*, расположенная почти в центре оз. Соколье № 2.

5. Конечным результатом зарастания рассмотренных озер является образование мезотрофного болота.

ЛИТЕРАТУРА

Глазачева А. И. Влияние хозяйственной деятельности на уровенный режим озер Латвии. — В кн.: Гидрология озер и водохранилищ, ч. 1. Озера. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 58—65. — *Житков В. С.* Реакция высшей водной растительности на некоторые факторы водной среды при загрязнении водоемов стоками свиноводческого комплекса. — В кн.: Изменение природной среды в процессе сельскохозяйственного производства, М.: Изд-во Мин. с.-х. СССР, 1981, с. 69—74. — *Коган Ш. И.* Водоросли и высшие водные растения в условиях антропогенного евтрофирования водоемов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1569—1579. — *Коплан-Дикс И. С.* Сравнение озер с различным уровнем антропогенного воздействия. — В кн.: Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980, с. 26—29. — *Лесненко В. К.* Влияние хозяйственной деятельности человека на природу озер Псковской области. — В кн.: Рациональное природопользование Псковской и смежных областей. Псков: Изд-во Псков. пед. ин-та, 1982, с. 17—19. — *Мяэметс А. А.* Изменения высшей водной растительности. — В кн.: Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980, с. 77—86. — *Николаев И. И.* Антропогенная евтрофикация озер. — В кн.: Гидрология озер и водохранилищ, ч. 1. Озера. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 87—96. — *Николаев И. И.* Происходящие и ожидаемые изменения в экологии озер Северо-Запада СССР. — Водные ресурсы, 1977а, № 6, с. 98—105. — *Николаев И. И.* Основные объекты антропогенного преобразования озер и экосистем Северо-Запада европейской части СССР. — Гидробиологический журн., 1977б, т. 13, № 2, с. 5—13. — *Покровская Т. Н.* Роль экологических групп автотрофов в евтрофировании озер. — Изв. АН СССР, 1975, сер. геогр., № 4, с. 45—50. — *Покровская Т. Н.* О продукционных отношениях нитчатых водорослей и погруженных макрофитов в антропогенно-евтрофирующемся озере. — Тез. докл. I Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям, 1978, Борок, с. 89—91. — *Покровская Т. Н.* О нарушении продукционной организации евтрофирующихся макрофитных озер. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах, вып. 1. Лиственичное на Байкале: Изд-во лимнол. ин-та, 1981, с. 111—114. — *Смирнова Н. Н.* Участие высших водных растений в круговороте органического вещества в водоеме. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах, вып. 1. Лиственичное на Байкале, 1981, с. 131—133. — *Степанавичене В.* Влияние загрязнения воды на флористический состав макрофитов озер. — В кн.: Формирование растительного покрова при оптимизации ландшафта. Вильнюс: Изд-во Ин-та бот., 1979, с. 134—136. — *Сукачев В. Н.* Болота, их образование, развитие и свойства. Л.: Изд-во Лен. лесн. ин-та, 1926. 162 с. — *Шилов М. П.* Состояние, использование и охрана рек, озер и водохранилищ Ивановской области. — Тез. докл. IV съезда Всес. гидробиол. общ., ч. 4. Киев, 1981, с. 172—173. — *Merilainen J.*, *Toivonen H.* Lake Keskimmainen, dynamics of vegetation in a small shallow lake. — Ann. Bot. Fenn, 1979, vol. 16, N 2, p. 123—139. — *Vollenweider R.*, *Kerekes J.* The loading concept as basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD programme on eutrophication. — Progr. in water technology, 1980, vol. 12, N 2, p. 5—38.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 7 II 1983.

УДК 581.522.4 : 582.751+581.524.44 Бот. журн., т. 69, № 6

Н. П. Лубягина

АДАПТИВНОСТЬ *GERANIUM ROBERTIANUM* (*GERANIACEAE*) ПРИ ВНЕДРЕНИИ В ЧЕРНЕВУЮ ТАЙГУ САЛАИРА

N. P. LUBJAGINA. ADAPTABILITY *GERANIUM ROBERTIANUM* (*GERANIACEAE*) INVADING SALAIR FIR TAIGA

Изучена адаптивная способность *Geranium robertianum* при внедрении в черневую тайгу Салаира. Выяснено, что у растений, выросших из семян, морфоструктура, продолжительность большого жизненного цикла и его отдельных этапов не изменяются. Ритмы развития не нарушаются. Определена возможность внедрения этого вида в естественные и искусственные ценозы черневой тайги с целью его сохранения и расширения существующего ареала.

Geranium robertianum L. — двулетнее растение, имеет дизъюнктивный ареал, основная часть которого (в пределах СССР) охватывает область широколиственных, темнохвойных и смешанных лесов европейской части до Урала. Изолированные небольшие участки ареала находятся в горах Южной Сибири («Флора Западной Сибири», 1935; «Флора СССР», 1949). Здесь произрастание *G. robertianum* приурочено к черневой тайге, являющейся реликтовой формацией (Крылов, 1891; Ильин, 1941), сохранившей в своем составе виды неморального флористического комплекса. В пределах распространения черневой тайги число и концентрация неморальных реликтовых видов неодинаковы. В черневой тайге Горной Шории произрастают липа и 27 травянистых видов, относящихся к неморальному флористическому комплексу (Положий, Крапивкина, 1971). В черневой тайге Салаира липа не растет, а травянистые неморальные растения представлены 15 видами: *Actaea spicata* L., *Alfredia cernua* (L.) Cass., *Asarum europaeum* L., *Asperula odorata* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds) Beauv., *Carex muricata* L., *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed., *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub., *Myosotis krylovii* Serg., *Poa remota* Forsel., *Polystichum braunii* (Srenn.) Fee, *Stachys sylvatica* L., *Viola mirabilis* L., *Epilobium montanum* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill. Обеднение черневой тайги Салаира неморальными травянистыми видами идет в основном под воздействием человека (Лащинский, 1981). Неморальные виды замещаются таежными и бетулярными, изменяется ценотическая структура сообщества. Сохранение экосистем невозможно без сохранения таксономического разнообразия их компонентов (Тахтаджян, 1978).

Все увеличивающееся антропогенное воздействие приводит к нарушению ценотической структуры черневых лесов и выпадению в первую очередь реликтовых видов. В связи с этим представляли интерес детальное изучение неморальных видов, нуждающихся в охране, выяснение их состояния и распространения в настоящее время и определение охранных мероприятий. Многолетние исследования экологии и морфоструктуры реликтовых и доминирующих видов, структуры и ритмики развития фитоценоза черневой тайги Горной Шории выявили трехъярусное строение травянистого покрова. *G. robertianum* входит в состав второго яруса с весенне-летним периодом цветения (Лубягина, 1981). Анализ межвидовых сопряженностей, проведенный в черневой тайге Горной Шории (Лащинский и др., 1979), показал, что *G. robertianum* не является постоянным видом в травостое этой формации и сопряженность выражена невысоким уровнем положительных наравне с высоким уровнем отрицательных связей. К этому же типу сопряженности из видов неморальной свиты относятся *Stachys sylvatica* и таежные виды *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. и *Ribes hispidulum* Pojark., широко распространенные на Салаире. Это давало основание предположить возможность произрастания *G. robertianum* в салаирской черневой тайге.

В экспериментальной геоботанике и фитоценологии метод внедрения отдельных видов в природные фитоценозы был применен А. П. Шенниковым

(1942) для выяснения взаимоотношений растений в луговых сообществах. Позднее В. Г. Карпов с сотрудниками (Карпов, 1969; Карпов и др., 1973) применял метод внедрения растений для определения факторов, влияющих на синэкологию бореальных и неморальных видов темнохвойной тайги. Ю. В. Титов (1982) метод трансплантации растений в луговые сообщества применил для изучения реакции на удобрение и выяснения роли факторов фитосреды и ценотических отношений на экспериментальных участках.

В настоящей работе метод внедрения *G. robertianum* в черневую тайгу Салаира был использован с целью выявления способности самовозобновления и расселения в условиях предполагаемого в прошлом распространения этого вида (Ильин, 1941). Полученные данные послужат дополнительным материалом при выяснении путей формирования и эволюции растительности черневых лесов Сибири; кроме того, интродукция растений, способствующая расширению ареала вида, является одним из методов его охраны. Работа представляет собой часть комплексных исследований по разработке метода сохранения реликтовых видов в естественных и близких к естественным искусственных фитоценозах.

Описание растительности опытного участка на Салаире проведено совместно с А. В. Ронгинской.

Материал и метод исследования

Исследования проводили на водоразделе между притоками р. Суенга — Дражные Тайлы и Большие Тайлы. Высота участка над уровнем моря 450 м. На участке в 1000 м^2, взятом для проведения опыта, растительность представлена осиново-пихтовым лесом, общая сомкнутость — 0.4. Распределение древостоя групповое с большими окнами, размером 5—6$\times$2—3 м. Древостой разновозрастный, по составу 8П2О; единично подрост осины и пихты. Кустарники также единичны, сомкнутость не превышает 0.1. Встречаются ветровальные стволы осины и пихты, буреломные пни. Травостой борцово-вейниковый. Общее проективное покрытие 70%, видовая насыщенность довольно высокая, до 50 видов сосудистых растений. Подстилка мощностью 1.5 см, преобладает хвоя пихты, задернованность 4—5%.

На описанном участке были выделены три площадки размером 1 м^2 для посева семян. Площадка № 1 — окно среди пихт, одна из них с юго-восточной стороны на расстоянии 1.5 м, другая с южной стороны — 3 м, затенение значительное. Площадка № 2 под пологом березы с южной стороны, с северной стороны пихта на расстоянии 2.5 м, кроны смыкаются. Площадка № 3 — окно среди пихт, с южной стороны пихта на расстоянии 3 м, с северо-восточной — 2.4 м, край кроны. Расстояние между площадками № 1 и № 2 — 19, № 1 и № 3 — 30, № 2 и № 3 — 14 м.

Внедрение растений в природные ценозы можно проводить двумя способами: посевом семян и посадкой выращенных специально или взятых в природе разновозрастных особей внедряемого вида. В данном случае посев семян имел преимущество, так как при этом исключалось влияние почвы, остающейся на корнях переносимых растений, представлялась возможность проследить продолжительность всех фаз развития непосредственно в сообществе, в которое внедряется вид.

Семена *G. robertianum*, собранные в июле 1976 г. в черневой тайге Горной Шории, посеяли 14 октября по 100 шт на каждую площадку. Перед посевом почву на площадках проштыковали. Проведенные ранее опыты (Лубягина, 1970) показали высокую энергию прорастания (90—95%) и полевую всхожесть семян *G. robertianum*. На качество семян влияют погодные условия в период их формирования (Лубягина, 1971), поэтому одновременно с посевом в поле биологические особенности семян изучали в лабораторных условиях. Для определения лабораторной всхожести отбирали из среднего образца по 100 шт семян в трехкратной повторности. Семена проращивали в чашках Петри на прокаленном песке при постоянном умеренном увлажнении при температурных режимах 0—4 и 18—20 °С. В лабораторном опыте семена на проращивание закладывали свежесобранные (1976 г.) и после года хранения (осенью 1977 г.). Для установления продолжительности виргинильного периода и изучения морфологии проростков их гербаризировали в разные фазы развития (семядоли,

первый, второй и т. д. настоящие листья). Критерием успешной адаптации в предложенных условиях служили энергия роста и период формирования виргинильных растений, выживаемость, способность к семенному размножению и расселение растений в существующем ценозе.

Результаты исследования

При проращивании семян в лабораторном опыте выяснилось, что жизнеспособность их невысока и период прорастания растянут в обоих вариантах (табл. 1). Общее число проросших к концу опыта семян почти одинаково как при температуре 0—4, так и при 18—20 °С.

ТАБЛИЦА 1

Динамика прорастания семян в лабораторном опыте

Заложение семян	Температурные условия проращивания, °С	Продолжительность прорастания семян, дни								
		30	60	90	120	150	180	210	240	всего
		число проросших семян (процент)								
Свежесобранных	0—4	—	1	8	22	2	4	—	2	39
	18—20	3	1	2	10	18	3	—	2	39
После года хранения	0—4	23	1	—	2	2	10	1	—	39
	18—20	33	2	1	1	1	8	—	—	46

Биологическое свойство семян прорастать в большом диапазоне температур свидетельствует об их широкой норме реакции и предполагает большую адаптивную способность растений данного вида.

В полевом опыте часть всходов (13—15%) можно было наблюдать в июне 1977 г. Весной 1978 г. появилось еще небольшое количество (4—7%) всходов. Растянутость прорастания семян — это приспособление, выработанное в процессе эволюции для сохранения вида. Общая полевая всхожесть за два года не превысила 22%. Небольшое число всходов объясняется невысокой жизнеспособностью семян, что выявлено при проращивании их в лабораторном опыте. Тип прорастания семян надземный. Семядоли округлые, с выемкой на верхушке, крупные, 7—9 мм шир. на черешках 3—5 мм, удлиняющихся к началу появления первого настоящего листа до 15 мм. Первый настоящий лист появляется на пятый—шестой день после освобождения семядолей от семенной кожуры. Второй лист появляется через 10—12 дней. Затем нарастание листьев идет в более убыстренном темпе с одновременным увеличением их размеров. Семядоли сохраняются до появления 5—6 листа (рис. 1). К концу первого

ТАБЛИЦА 2

Изменение численности растений на опытных площадках

Год наблюдений	№ площадки					
	1		2		3	
	число растений					
	вегетативных	генеративных	вегетативных	генеративных	вегетативных	генеративных
1977	13	—	15	—	14	—
1978	19	3	5	14	7	10
1979	52	7	68	4	54	2
1980	30	11	61	13	51	15
1981	53	14	59	13	67	12
1982	56	8	126	12	131	9

года жизни растения формируют розетку из 7—12 листьев (рис. 2) и уходят в зиму зелеными.

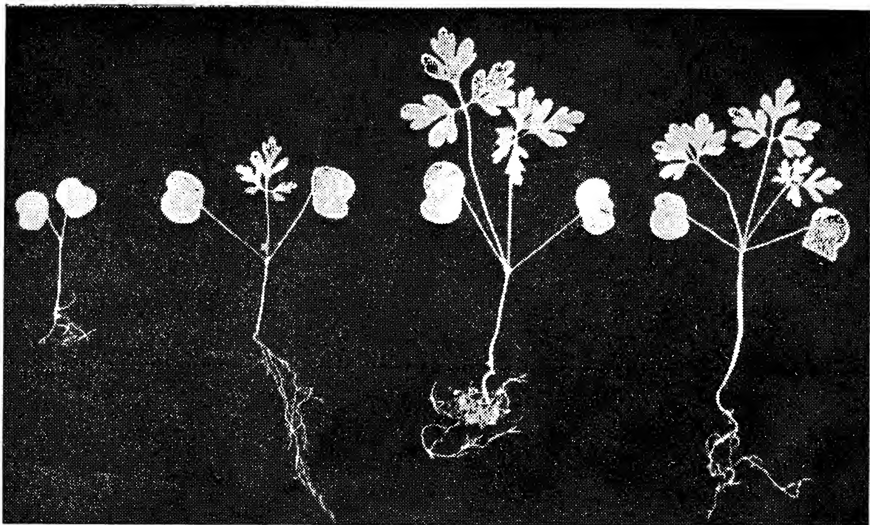


Рис. 1. Развитие виргинильных растений *Geranium robertianum* от семядолей до третьего настоящего листа.

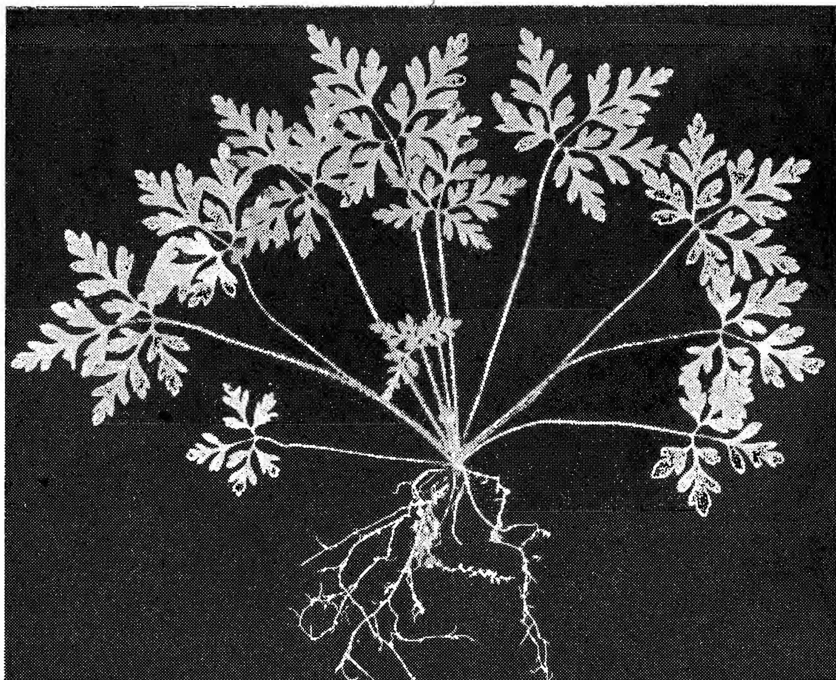


Рис. 2. Сформированность растения к концу первого года жизни.

На второй год жизни в июне появляется генеративный побег 25—40 см выс., в верхней части раскидисто-ветвистый. К началу цветения растений прикорневых листьев остается 2—3 шт, остальные отмирают. Цветение начинается в конце июня и продолжается до сентября. В этот период на генеративных растениях одновременно имеются бутоны, цветки и семена во всех фазах зрелости (рис. 3). При естественной семенификации с июля по сентябрь для прорастания семян предоставляется широкий диапазон температуры и влажности почвы. Самосевом семян достигается большой эффект в увеличении численности особей, при этом существует возможность наблюдения за расселением их в сообществе, в которое внедряется вид.

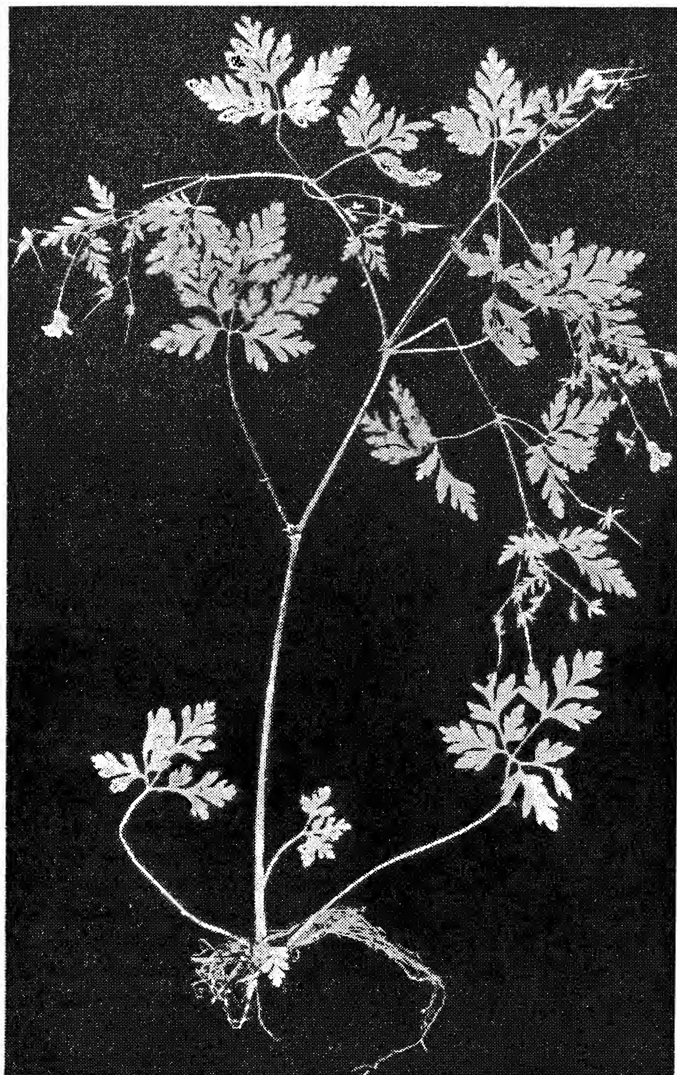


Рис. 3. Растение *Geranium robertianum* в генеративном состоянии.

Проведенные в 1978 г. наблюдения показали, что в первый год семенификации на трех площадках плодоносило всего 27 растений, но уже в 1979 г. всходы появились за пределами учетных площадок, а на площадках число их превышало 50 шт, что видно из табл. 2.

На опытных площадках в течение вегетационных сезонов 1978—1982 гг. менялось соотношение вегетативных и генеративных особей, но неизменным было большое число всходов, что свидетельствует о хорошей всхожести семян при естественной семенификации *G. robertianum*. Эти данные, являющиеся показателем высокой продуктивности, в свою очередь характеризуют большую адаптивную способность вида к новым условиям. Доказательством этого служит учет, проведенный 14 VII 1982, который показал, что число всходов на площадках № 2 и 3 превышает 100 шт, на площадке № 1 — 56. При обследовании всего участка в 1000 м^2 особи *G. robertianum*, как генеративные, так и вегетативные, обнаружены на расстоянии от 2 до 10 м от опытных площадок. Вегетативные преобладали над генеративными примерно в таком же соотношении, как и на опытных площадках.

Обсуждение

Почвы черневой тайги Горной Шории и Салаира по своим основным признакам и свойствам не имеют различий. Специфической чертой их генезиса является

сезонное избыточное увлажнение, при котором разложение растительных остатков происходит со значительной быстротой. Этому способствует и зимнее непромерзание, являющееся общей чертой для почв обоих районов (Ковалева и др., 1974). При обобщении и анализе метеоданных выяснилось, что годовое количество осадков, сумма температур воздуха выше +10 °С и высота снежного покрова в этих районах существенно не различаются. Различие существует по одному показателю — сумме температур воздуха ниже —10 °С: на Салаире — 2225, в Горной Шории — 1350. Однако низкие температуры воздуха приходятся на зимние месяцы, когда почва находится под большим слоем снега. Семенное размножение и расселение *G. robertianum* подтверждают отсутствие биотических факторов, отрицательно влияющих на существование этого вида на Салаире.

Давая определение черневым лесам Сибири, А. В. Куминова (1950) отмечает, что основные черты, характерные для черневой тайги Кузнецкого Нагорья, являются общими для всех участков этой группы формаций. Однако большее число неморальных травянистых видов сосредоточено в Горной Шории, в районе распространения липы. По мере удаления от Кузедеевского липового острова их число снижается. Одним из основных признаков древности вида М. М. Ильин (1941) считал большие пространственные разрывы ареала, а существующие филогенетические связи — свидетельством его целостности в прошлом. Разрыв произошел в период ксеротермического максимума. Сохранившиеся в Сибири неморальные виды прошли сложный путь эволюции и приспособления к существующим условиям. Растянутое созревание семян *G. robertianum*, способность прорастать через год после диссеминации — основные признаки этого приспособления. В настоящее время в Горной Шории и на Салаире абиотические и биотические факторы, определяющие существование растений, по основным признакам и свойствам не имеют различий и произрастание неморальных травянистых видов, распространенных в Кузедеевском липовом острове, возможно и на Салаире. Подтверждением этого служит появление всходов *G. robertianum* на значительном расстоянии от опытных площадок. Хотя распределение их неравномерно и наибольшее число растений первого и второго годов жизни произрастает непосредственно возле площадок и снижается по мере удаления от них, это закономерно, так как расселение растений зависит от способа распространения семян. Семена *G. robertianum* — автохоры с массой 1000 семянок, равной 2.3 г, поэтому нельзя предполагать быстрое распространение их на большие расстояния.

Проведенные исследования по внедрению *G. robertianum* в черневую тайгу Салаира показали, что выросшие из семян растения по морфоструктуре и ритмам развития не отличаются от растущих в Горной Шории. Формирование и развитие их, продолжительность виргинильного периода и всего большого жизненного цикла не изменяются.

Семенное размножение и расселение *G. robertianum* на Салаире свидетельствует о большой адаптивной способности и, следовательно, возможности внедрения этого вида в естественные и искусственные ценозы черневой тайги с целью сохранения и расширения ареала.

Все сказанное подтверждает существующее мнение о более обширном ареале этого вида в прошлом.

ЛИТЕРАТУРА

Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, в. 1, с. 257—292. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Карпов В. Г., Патриевская Г. Ф., Ющенкова Л. Н.* Фитоценотические факторы регуляции видового состава, строения и продуктивности травяно-кустарничкового яруса. — В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973, с. 255—276. — *Ковалева С. Р., Корсунов В. М., Таранов С. А.* Лесные почвы горного окаймления юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. 206 с. — *Крылов П. Н.* Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. — Изв. Томск. ун-та, 1891, т. 3, № 1, с. 3—40. — *Куминова А. В.* Растительность Кемеровской области. Новосибирск: Наука, 1950. 166 с.— *Лащинский Н. Н.* О сохранении эталонных участков черневой тайги на Салаирском кряже. — В кн.: Охрана растительного мира Сибири. Новосибирск: Наука. 1891, с. 106—110. —*Лащинский Н. Н., Ронгинская А. В., Лубягина Н. П.* Эколого-ценотический анализ липовых лесов Горной Шории. — В кн.: Черневая тайга и проблема реликтов. Томск: Изд-во Томск.

гос. ун-та, 1979, с. 11—28. — *Лубягина Н. П.* Некоторые вопросы прорастания семян травянистых растений черневой тайги Кузнецкого Алатау. — Изв. СО АН СССР, 1970, т. 2, № 10, с. 134—135. — *Лубягина Н. П.* Морфологические особенности семян некоторых лютиковых из различных местообитаний. — В кн.: Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск: Наука, 1971, с. 128—132. — *Лубягина Н. П.* Ритмика сезонного развития фитоценоза черневой тайги Кузнецкого Алатау. Биоморфологические особенности травянистых растений. — В кн.: Ресурсы и интродукция полезных растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1981, с. 103—119. — *Положий А. В., Крапивкина Э. Д.* Географический анализ флоры черневой тайги Кузнецкого Алатау. — Изв. СО АН СССР, 1971, т. 1, № 5, с. 21—30. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Титов Ю. В.* Опыты с трансплантацией растений в луговые фитоценозы. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 743—752. — *Флора* Западной Сибири, т. 8. Томск: Изд. Бот. секции Томск. общ-ва естествоисп., 1935, с. 1819—2089. — *Флора* СССР, т. 14, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 788 с. — *Шенников А. П.* Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. — Журн. общ. биол., 1942, т. 3, № 5—6, с. 331—361.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 8 II 1983.

УДК 581.9 (571.511) Бот. журн., т. 69, № 6

М. В. Соколова

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ СРАВНЕНИЕ ВОСЬМИ КОНКРЕТНЫХ ФЛОР ТАЙМЫРА ПО ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ (АРКТИЧЕСКАЯ СРЕДНЯЯ СИБИРЬ)

M. V. SOKOLOVA. QUANTITATIVE COMPARISON OF EIGHT CONCRETE FLORAS OF TAIMYR BY THEIR TAXONOMIC STRUCTURE (ARCTIC MIDDLE SIBERIA)

Представлены результаты количественного сравнения по таксономической структуре восьми конкретных флор Таймыра из четырех ботанико-географических подзон. Таксономическое разнообразие флор соответствует зональному положению и составляет нисходящий ряд (от флоры окрестностей пос. Кресты до флоры мыса Челюскина), совпадающий с уменьшением теплообеспеченности лета. Одностороннее выпадение с юга на север многих семейств и родов, обеднение других семейств и родов видами и относительное усиление роли оставшихся семейств и родов характеризуют таксономическую структуру зонального ряда флор. Наиболее сходны между собою по процентному содержанию видов в ведущих семействах и родах флоры подзоны северных гипоарктических тундр. Флоры подзон южных гипоарктических, арктических и высокоарктических тундр образуют рыхлые и непостоянные группировки. Наиболее своеобразна высокоарктическая флора мыса Челюскина. Флора подзоны арктических тундр — окрестностей Диксона — по соотношению ведущих семейств ближе к флорам подзон гипоарктических тундр (особенно флоре Ары-Маса), а по соотношению ведущих родов — к арктической флоре бухты Марии Прончищевой.

В предыдущей статье (Соколова, 1983) изложены результаты количественного сравнения восьми конкретных флор из четырех подзон тундровой зоны Таймыра по видовому составу. Настоящее сообщение посвящено сравнению тех же флор по составу и соотношению ведущих семейств и родов, т. е. по их таксономической структуре.

В отечественных флористических работах последнего десятилетия принято сравнивать флоры по месту семейств (или родов) в нисходящем ряду по числу видов, используя коэффициент ранговой корреляции Кендэла (Малышев, 1972, 1973; Ребристая, Шмидт, 1972; Заки, Шмидт, 1973).

Некоторым недочетом этого метода является то, что он не учитывает «вес» семейств или родов в сложении флоры. Так, семейства, имеющие соседние номера в нисходящем ряду, могут отличаться по их видовому богатству всего на один вид или же на десятки видов. Кроме того, часто возникают затруднения, когда 2 или несколько семейств или родов имеют один и тот же порядковый номер. Поэтому мы, следуя рекомендациям Б. И. Семкина (1973), воспользовались другим методом сравнения таксономической структуры флор. Флоры рассма-

триваются нами как весовые (дескриптивные) множества таксонов надвидового уровня (семейств, родов), где вес каждого таксона (семейства, рода) в сложении флоры определяется его долей в общем видовом богатстве флоры или при сопоставлении набора и соотношения только «ведущих» семейств (родов) отношением числа видов в данном семействе (роде) к сумме чисел видов во всех ведущих семействах (родах). При этом вычисляется мера сходства процентных спектров $K_{o(в)}$ путем суммирования минимальных процентных весов всех ведущих таксонов в сравниваемой паре флор (Юрцев, Семкин, 1980). Такой метод недавно был применен Л. В. Мариной (1982) при сравнении таксономической структуры (на уровне семейства) флор десяти речных бассейнов в высокогорье хребта Куркуре (Алтай).

Исходные данные по числу видов в ведущих семействах и родах восьми конкретных флор и их процентная доля в видовом богатстве конкретной флоры сведены в табл. 1 и 2. Семейства и роды расположены в порядке убывания видового богатства, в котором они представлены в центральной (опорной) флоре Т.[1] В анализ включены все семейства и роды, занимающие хотя бы в одной из флор место не далее десятого. Таких оказалось 15 семейств и 26 родов. Таким образом, в сравнение вошло значительно больше «ведущих» семейств и родов, чем обычно принято включать в подсчеты такого рода. В таблицах приведены данные и о доле десяти самых крупных семейств и родов в общем видовом богатстве, так как именно этот показатель широко используется в сравнительно-флористической литературе по Северу.

Рассмотрение данных о числе семейств и родов в восьми сравниваемых флорах (последняя строка в табл. 1 и 2) показывает, что таксономическое разнообразие последних на уровне семейств и родов, как и общее видовое богатство в целом, соответствует зональному положению каждой флоры и теплообеспеченности лета. При этом в нисходящем ряду по числу семейств флора П из подзоны арктических тундр тесно примыкает к высокоарктической флоре Ч (17 и 15 семейств), флора Д из той же подзоны — к флоре А из подзоны северных гипоарктических тундр (25 и 29 семейств), образуя вместе с ней группу, переходную к остальным северным гипоарктическим флорам (Ш — 34, Т — 37 семейств). Южные гипоарктические флоры М и К насчитывают 43 и 44 семейства соответственно.

Во флорах М и К различия в наборе семейств невелики (во флоре М отсутствуют семейства *Portulacaceae*, *Crassulaceae*, *Geraniaceae*, *Callitrichaceae*, *Violaceae*, *Labiatae*, *Rubiaceae*, *Campanulaceae*; во флоре К — семейства *Potamogetonaceae*, *Juncaginaceae*, *Lemnaceae*, *Diapensiaceae*, *Gentianaceae*, *Menyanthaceae*, *Adoxaceae*) и не вызваны отличиями зональных условий.

Во флорах Т и Ш отмечается выпадение целого ряда семейств, распространение которых на севере в данном секторе в основном ограничено лесотундровой зоной (*Pinaceae*, *Grossulariaceae*, *Geraniaceae*, *Callitrichaceae*, *Violaceae*), а также нескольких семейств, отсутствие которых не связано с зональным положением этих флор (флора Т — *Sparganiaceae*, *Parnassiaceae*, *Crassulaceae*, *Empetraceae*; флора Ш — *Sparganiaceae*, *Orchidaceae*, *Portulacaceae*, *Hippuridaceae*, *Rubiaceae*, *Campanulaceae*).

Флоры А и Д, представляющие «крайне северный» и «крайне южный» варианты подзон северных гипоарктических и арктических тундр соответственно, близки друг другу как по числу семейств, так и по их набору. В этих флорах отсутствуют семейства, имеющие северные пределы своего распространения в подзоне северных гипоарктических тундр, — *Sparganiaceae*, *Orchidaceae*, *Portulacaceae*, *Parnassiaceae*, *Empetraceae*, *Plumbaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Rubiaceae*, *Campanulaceae*. Кроме того, во флоре А нет семейств *Lycopodiaceae*, *Crassulaceae*, а во флоре Д — семейств *Betulaceae*, *Hippuridaceae*, *Ericaceae*, *Labiatae*, *Lentibulariaceae*.

---

[1] В соответствии с сокращениями, принятыми в нашей предыдущей публикации (Соколова, 1983), местонахождения сравниваемых флор обозначаются следующими буквенными индексами: К — пос. Кресты, М — урочище Ары-Мас, Т — пос. Тарея, Ш — устье р. Шайтан, А — оз. Ая-Турку, Д — пос. Диксон, П — бухта Марии Прончищевой, Ч — мыс Челюскина.

ТАБЛ

Соотношение ведущих семейств в срав

Семейство	Подзона высокоарктических тундр			Подзона арктических тундр					
	Ч			П			Д		
	№	число видов		№	число видов		№	число видов	
		абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%
Gramineae	1—2	10	17.2	2	15	16.0	1	25	19.1
Cruciferae	3	8	13.8	1	16	17.1	2	16	12.2
Cyperaceae	9—13	2	3.5	6	5	5.3	6—7	9	6.9
Caryophyllaceae	4	6	10.3	4	11	11.7	4	12	9.2
Compositae	9—13	2	3.5	7—8	4	4.3	6—7	9	6.9
Ranunculaceae	5	4	6.9	5	7	7.4	5	11	8.4
Saxifragaceae	1—2	10	17.2	3	14	14.8	3	13	9.9
Leguminosae	—	—	—	13—15	2	2.1	12—13	4	3.0
Rosaceae	6—8	3	5.1	9—12	3	3.2	14	3	2.2
Scrophulariaceae	14	1	1.8	7—8	4	4.3	9	6	4.9
Juncaceae	6—8	3	5.1	9—12	3	3.2	12—13	4	3.0
Salicaceae	6—8	3	5.1	9—12	3	3.2	8	7	5.3
Polygonaceae	9—13	2	3.5	13—15	2	2.1	10—11	5	3.8
Papaveraceae	9—13	2	3.5	9—12	3	3.2	10—11	5	3.8
Boraginaceae	9—13	2	3.5	13—15	2	2.1	15	2	1.4
Число видов в 10 ведущих семействах									
абсолютное	51			82			113		
процент	86.4			85.4			79.6		
Число 1—2-видовых семейств									
абсолютное	7			5			11		
процент	46.7			29.4			44.0		
Общее число семейств	15			17			25		

Примечание. Процент вычисляется от общего числа видов, содержащихся во всех включенных

ТАБЛ

Соотношение ведущих родов в срав

Род	Подзона высокоарктических тундр			Подзона арктических тундр					
	Ч			П			Д		
	№	число видов		№	число видов		№	число видов	
		абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%
Carex	11—17	1	2.3	9—18	2	2.9	5—7	5	5.2
Draba	2—3	5	11.6	2	10	14.5	2—3	9	9.4
Saxifraga	1	10	23.2	1	13	18.8	1	12	12.5
Ranunculus	4—5	3	7.0	3	6	8.7	2—3	9	9.4
Pedicularis	—	—	—	5—8	3	4.3	5—7	5	5.2
Poa	2—3	5	11.6	9—18	2	2.9	15—21	2	2.1
Salix	4—5	3	7.0	5—8	3	4.3	4	7	7.3
Taraxacum	—	—	—	9—18	2	2.9	22—26	1	1.0
Eriophorum	11—17	1	2.3	5—8	3	4.3	8—11	4	4.2
Minuartia	11—17	1	2.3	9—18	2	2.9	12—14	3	3.1
Stellaria	6—10	2	4.7	4	4	5.8	8—11	4	4.2
Oxytropis	—	—	—	19—22	1	1.5	15—21	2	2.1
Senecio	11—17	1	2.3	—	—	—	15—21	2	2.1
Equisetum	—	—	—	—	—	—	22—26	1	1.0
Festuca	—	—	—	9—18	2	2.9	8—11	4	4.2
Deschampsia	11—17	1	2.3	19—22	1	1.5	15—21	2	2.1

ИЦА 1

ниваемых флорах из разных подзон

Подзона северных гипоарктических тундр									Подзона южных гипоарктических тундр					
А			Ш			Т			М			К		
	число видов			число видов			число видов			число видов			число видов	
№	абсолютное	%	№	абсолютное	%	№	абсолютное	%	№	абсолютное	%	№	абсолютное	%
1—2	24	15.9	1	28	15.6	1	31	15.0	1	37	17.5	1	33	17.6
1—2	24	15.9	2	24	13.3	2	25	12.1	2	25	11.8	7	13	6.9
4	15	9.9	3	17	9.4	3	24	11.6	3	21	9.9	3	19	10.1
3	16	10.6	5	15	8.3	4	20	9.7	4—5	18	8.5	2	21	11.2
6	10	6.6	4	16	8.9	5	19	9.2	6	15	7.1	4—5	16	8.5
7	9	6.0	7—8	11	6.1	6	15	7.3	4—5	18	8.5	4—5	16	8.5
5	11	7.4	6	13	7.2	7	13	6.3	7—9	12	5.7	9—10	9	4.8
8	8	5.3	7—8	11	6.1	8	11	5.3	12	8	3.8	12—13	6	3.1
13—14	4	2.6	11	8	4.4	9—10	10	4.9	10	11	5.2	11	8	4.3
9	7	4.6	9—10	10	5.6	9—10	10	4.9	7—9	12	5.7	6	15	8.0
11—12	5	3.3	12—13	5	2.8	13	6	2.9	11	9	4.2	12—13	6	3.1
10	6	4.0	9—10	10	5.6	12	7	3.4	7—9	12	5.7	8	11	5.9
11—12	5	3.3	14	4	2.2	11	9	4.4	13	7	3.3	9—10	9	4.8
13—14	4	2.6	12—13	5	2.8	14—15	3	1.5	15	3	1.3	14	4	2.1
15	3	2.0	15	3	1.7	14—15	3	1.5	14	4	1.8	15	2	1.1
130			155			178			181			162		
76.0			71.4			74.5			70.2			68.1		
14			15			19			23			24		
48.3			44.1			51.4			53.5			54.5		
29			34			37			43			44		

в анализ семействах данной флоры.

ИЦА 2

ниваемых флорах из разных подзон

Подзона северных гипоарктических тундр									Подзона южных гипоарктических тундр					
А			Ш			Т			М			К		
№	число видов		№	число видов		№	число видов		№	число видов		№	число видов	
	абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%
2—3	10	9.3	1—2	12	9.8	1	17	12.0	2	15	10.6	1	13	10.2
1	14	12.9	3	11	9.1	2	13	9.2	1	16	11.3	8—9	5	3.9
2—3	10	9.3	1—2	12	9.8	3	12	8.5	6	10	7.0	5	8	6.3
6—7	5	4.6	6—7	7	5.8	4	10	7.0	3—4	12	8.6	3—4	11	8.6
4—5	6	5.6	6—7	7	5.8	5	9	6.3	5	11	7.7	2	12	9.4
6—7	5	4.6	5	8	6.6	6—7	7	5.0	7	8	5.6	6	7	5.5
4—5	6	5.6	4	10	8.3	6—7	7	5.0	3—4	12	8.6	3—4	11	8.6
18—23	2	1.9	8—11	5	4.1	8	6	4.3	14—20	3	2.1	10—18	4	3.1
8—14	4	3.7	12—14	4	3.3	9—13	5	3.5	8—11	5	3.5	7	6	4.7
8—14	4	3.7	8—11	5	4.1	9—13	5	3.5	8—11	5	3.5	8—9	5	3.9
8—14	4	3.7	15—17	3	2.5	9—13	5	3.5	14—20	3	2.1	10—18	4	3.1
18—23	2	1.9	12—14	4	3.3	9—13	5	3.5	14—20	3	2.1	20—24	2	1.6
15—17	3	2.7	15—17	3	2.5	9—13	5	3.5	24—26	1	0.7	20—24	2	1.6
18—23	2	1.9	18—23	2	1.7	22—26	2	1.4	21—23	2	1.4	10—18	4	3.1
8—14	4	3.7	12—14	4	3.3	16—21	3	2.1	14—20	3	2.1	10—18	4	3.1
15—17	3	2.7	18—23	2	1.7	16—21	3	2.1	21—23	2	1.4	10—18	4	3.1

Род	Подзона высокоарктических тундр			Подзона арктических тундр					
	Ч			П			Д		
	№	число видов		№	число видов		№	число видов	
		абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%
Phippsia	11—17	1	2.3	9—18	2	2.9	15—21	2	2.1
Puccinella	—	—	—	9—18	2	2.9	8—11	4	4.2
Trisetum	—	—	—	—	—	—	22—26	1	1.0
Juncus	11—17	1	2.3	19—22	1	1.5	22—26	1	1.0
Luzula	6—10	2	4.7	9—18	2	2.9	12—14	3	3.1
Rumex	—	—	—	—	—	—	22—26	1	1.0
Cerastium	6—10	2	4.7	9—18	2	2.9	12—14	3	3.1
Papaver	6—10	2	4.7	5—8	3	4.3	5—7	5	5.2
Cochlearia	6—10	2	4.7	9—18	2	2.9	15—21	2	2.1
Astragalus	—	—	—	19—22	1	1.5	15—21	2	2.1
Число видов в 10 ведущих родах									
абсолютное	36			49			64		
процент	61.0			51.0			45.1		
Число 1—2-видовых родов									
абсолютное	28			39			52		
процент	84.9			82.9			78.8		
Общее число родов	33			47			66		

Примечание. Вычисляется от общего числа видов, содержащихся во всех включенных в анализ

Во флорах П и Ч выпадает еще ряд семейств, не произрастающих в северной части подзоны арктических тундр, — *Equisetaceae*, *Onagraceae*, *Umbelliferea*, *Pyrolaceae*, *Vacciniaceae*, *Valerianaceae*, а во флоре высокоарктической подзоны Ч отсутствуют еще и семейства *Liliaceae* и *Leguminosae*.

Аналогичная картина наблюдается и в изменении числа родов в том же зональном ряду флор. Однако в этом случае изменения носят более плавный характер (33 → 47 → 66 → 79 → 102 → 103 → 107 → 114). Флора А по числу родов заметно ближе флорам арктической группы, остальные флоры гипоарктической полосы почти не различаются по числу родов. Уменьшение количества родов во флоре М, видимо, связано с отсутствием подходящих экотопов и не носит зонального характера. В северных гипоарктических флорах Т и Ш количество родов уменьшается за счет выпадения родов, характерных для лесотундровой и более южных зон (*Larix*, *Rorippa*, *Ribes*, *Geranium*, *Callitriche*, *Viola*, *Phlojodicarpus*, *Oxycoccus*, *Veronica*), а также родов, обычных в южных гипоарктических тундрах и значительно реже, спорадически встречающихся в северных гипоарктических, таких как *Trisetokoeleria*, *Veratrum*, *Dianthus*, *Angelica* (для флоры Т — также *Alnus*, *Trollius*, *Parnassia*, *Rhodiola*; для флоры Ш — *Corallorhiza*, *Claytonia*, *Arenaria*, *Sanguisorba*, *Galium*, *Campanula*).

В арктической группе (включая флору А из северной гипоарктической подзоны) происходит резкое сокращение всех флор на 19 родов (*Sparganium*, *Bromopsis*, *Allium*, *Arenaria*, *Descurainia*, *Parnassia*, *Comarum*, *Rubus*, *Sanguisorba*, *Empetrum*, *Orthilia*, *Andromeda*, *Arctous*, *Armeria*, *Polemonium*, *Castilleja*, *Antennaria*, *Arnica*, *Tanacetum*), имеющих предел своего распространения в тундрах северной гипоарктической подзоны. Во флоре А присутствует ряд родов, не встреченных во флорах П и Ч, — *Lycopodium*, *Koeleria*, *Koenigia*, *Rhodiola*, *Artemisia*. Во флорах арктической подзоны Д и П происходит выпадение еще 14 родов (*Roegneria*, *Tofieldia*, *Betula*, *Silene*, *Batrachium*, *Delphinium*, *Arabis*, *Hedysarum*, *Chamerion*, *Hippuris*, *Cassiope*, *Ledum*, *Thymus*, *Pinguicula*), а во флоре П, характеризующейся более суровыми условиями, еще 12 родов (*Equisetum*, *Calamagrostis*, *Trisetum*, *Rumex*, *Thalictrum*, *Epilobium*,

Подзона северных гипоарктических тундр									Подзона южных гипоарктических тундр					
А			Ш			Т			М			К		
№	число видов		№	число видов		№	число видов		№	число видов		№	число видов	
	абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%		абсолютное	%
24—26	1	0.9	—	—	—	22—26	2	1.4	24—26	1	0.7	20—24	2	1.6
24—26	1	0.9	—	—	—	22—26	2	1.4	24—26	1	0.7	25	1	0.7
24—26	1	0.9	18—23	2	1.7	22—26	2	1.4	8—11	5	3.5	20—24	2	1.6
15—17	3	2.7	15—17	3	2.5	16—21	3	2.1	8—11	5	3.5	10—18	4	3.1
18—23	2	1.9	18—23	2	1.7	16—21	3	2.1	12—13	4	2.8	20—24	2	1.6
18—23	2	1.9	24	1	0.8	16—21	3	2.1	14—20	3	2.1	10—18	4	3.1
8—14	4	3.7	18—23	2	1.7	14—15	4	2.8	12—13	4	2.8	10—18	4	3.1
8—14	4	3.7	8—11	5	4.1	16—21	3	2.1	14—20	3	2.1	10—18	4	3.1
18—23	2	1.9	18—23	2	1.7	22—26	2	1.4	21—23	2	1.4	—	—	—
8—14	4	3.7	8—11	5	4.1	14—15	4	2.8	14—20	3	2.1	19	3	2.3
68			82			91			99			83		
39.8			37.8			38.1			38.4			34.9		
61			83			79			81			91		
77.2			81.4			76.7			75.7			79.8		
79			102			103			107			114		

родах данной флоры.

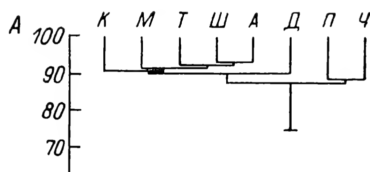
Pachypleurum, *Pyrola*, *Vaccinium*, *Valeriana*, *Erigeron*, *Tripleurospermum*), отсутствующих и в высокоарктической флоре Ч, а также рода *Senecio*. В высокоарктической флоре Ч выпадает еще ряд родов: *Arctophila*, *Festuca*, *Hierochloë*, *Puccinella*, *Lloydia*, *Sagina*, *Eutrema*, *Parrya*, *Chrysosplenium*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Pedicularis*, *Nardosmia*, *Taraxacum*, хотя отсутствие некоторых из них, а именно *Festuca*, *Puccinella*, *Parrya*, *Chrysosplenium*, *Artemisia*, объяснить сложнее, так как эти роды произрастают в этой же подзоне на Северной Земле.

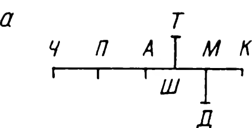
Очень постепенно уменьшается в зональном ряду с севера на юг процентная доля десяти ведущих семейств во флорах (от 86.4% во флоре Ч до 68.1% во флоре К), а абсолютное число видов в тех же десяти семействах, напротив, возрастает, хотя и с небольшими инверсиями во флорах М и К). Доля 1—2-видовых семейств от общего числа семейств, напротив, довольно стабильна (от 44.0% в Д до 54.5% в К, с единственным исключением во флоре П — 29.4%), несмотря на плавное увеличение с севера на юг абсолютного числа таких семейств (опять же с инверсией во флоре П, что может объясняться недостаточной полнотой выявления).

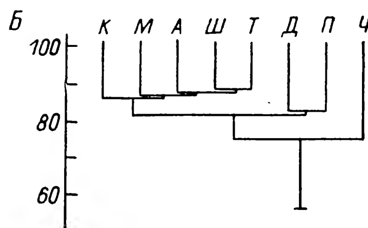
Процентное содержание числа видов десяти ведущих семейств в каждой флоре соответствует норме для арктических флор (Толмачев, 1970) и составляет не менее 70% (во флоре К — 68.1%).

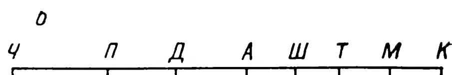
Аналогичные показатели в отношении родов говорят о некоторой обособленности двух самых бедных флор высокоарктической подзоны Ч и арктической подзоны П, тогда как остальные флоры не обнаруживают заметных различий по доле десяти ведущих родов от общего видового богатства и доле 1—2-видовых родов от общего числа родов; абсолютные же показатели плавно возрастают в зональном ряду с севера на юг (с рядом небольших инверсий).

Рассчитанные меры сходства между флорами по процентным спектрам ведущих семейств и родов представлены в виде двух матриц, сведенных в табл. 3, на основе которых построены дендрограммы максимального сходства и оптимальные дендриты (см. рисунок).









Сравнение восьми конкретных флор Таймыра по сходству процентного содержания видов в ведущих семействах и родах ($K_{0(\text{в})}$ Съёренсена—Чекановского, модифицированный Сёмкиным, 1973).

Дендрограммы максимального сходства флор по процентному содержанию видов в ведущих семействах (*А*) и родах (*Б*); оптимальные дендриты сходства флор по процентному содержанию видов в ведущих семействах (*а*) и родах (*б*).

На дендрограмме максимального сходства флор по соотношению ведущих семейств (см. рисунок, *А*) видно, что уровень сходства всех флор очень высок. На уровне сходства 87% флоры делятся на 2 группы, причем одну составляют 2 самые бедные флоры из подзоны высокоарктических и арктических тундр (Ч и

ТАБЛИЦА 3

Матрица значений мер сходства $K_{0(\text{в})}$ между восемью флорами Таймыра по процентному содержанию видов в ведущих семействах (*а*) и родах (*б*)

	Ч	П	Д	А	Ш	Т	М	К
Ч	—	87.6	82.9	80.0	78.3	76.5	79.7	74.1
П	74.5	—	85.8	87.3	82.3	80.8	80.2	77.1
Д	69.4	82.1	—	88.3	87.8	86.8	90.1	86.1
А	65.3	74.5	81.1	—	92.2	90.7	89.1	84.6
Ш	63.2	68.8	78.7	87.3	—	92.1	91.4	86.4
Т	61.4	71.2	79.0	87.1	87.4	—	91.3	87.9
М	61.1	70.4	77.4	83.7	84.1	86.5	—	90.8
К	55.3	65.2	74.6	80.4	81.5	82.2	86.0	—

а (над диагональю); *б* (под диагональю)

П — 87.6%), уровень сходства которых ниже такового между флорами второй группы. Во вторую группу входят все остальные флоры. Наиболее высокий уровень сходства обнаруживают флоры северной гипоарктической подзоны А, Ш, Т, объединенные максимальным сходством с флорой Ш (А и Ш — 92.2, Т и Ш — 92.1%). На незначительно меньшем уровне сходства, но также через флору Ш к ним примыкают флоры южной гипоарктической подзоны М (М и Ш — 91.4%) и затем К (К и М — 90.8%). Несколько обособлена в этой группе арктическая флора Д, имеющая более высокий уровень сходства с флорами гипоарктических подзон (и особенно с флорой М — 90.1%), нежели с флорами арктической группы. Это яснее видно на дендрите (см. рисунок, *а*), где увеличение расстояния между флорами показывает соответственное уменьшение уровня сходства, а порядок присоединения — максимально сходные флоры. На дендрите хорошо видны компактность группы флор северной гипоарктической подзоны, некоторая обособленность флор южной гипоарктической подзоны и «отрыв» арктической флоры Д от остальных флор арктической группы.

Состав ведущих по богатству видами семейств во флорах Таймыра также связан с зональным расположением флор. Впрочем выявляются и некоторые общие черты, объединяющие все изученные флоры. Так, на первом месте почти

во всех флорах — сем. *Gramineae* (Ч и А — место 1—2, П — 2), на втором — сем. *Cruciferae* (Ч — 3, П — 1). Только во флоре К сем. *Cruciferae* отходит на 7 место, подчеркивая «южные» черты флоры. Аналогичное положение у сем. *Caryophyllaceae*, которое в большинстве флор занимает 4 место (А — 3, Ш — 5, М — 4—5), кроме флоры К, где оно выходит на место 2. Сем. *Ranunculaceae* во флорах арктической группы занимает 5 место, южной гипоарктической подзоны — 4—5 и только во флорах северной гипоарктической подзоны роль его незначительно снижается: Т — 6, А — 7, Ш — 7—8 места.

Для всех флор арктической группы характерен одинаковый состав и положение первых пяти ведущих семейств в нисходящем ряду, но по соотношению последующих семейств флоры Ч и П оказываются более сходны друг с другом, чем с флорой Д. Основной общей чертой этих двух флор являются набор и порядок расположения семейств, завершающих нисходящий ряд. Семейства *Rosaceae*, *Juncaceae*, *Salicaceae* (по 3 вида в каждом в обеих флорах) занимают во флоре Ч 6—8 места, во флоре П — 9—12. Сем. *Papaveraceae* в обеих флорах на 9—12 (13) местах. Семейства *Polygonaceae* и *Boraginaceae* во флоре Ч на 9—13 месте, во флоре П — 13—15. Отличаются флоры только по значимости семейств *Cyperaceae*, *Compositae* и *Scrophulariaceae*, которые во флоре П занимают 6—8 место, сближая ее с флорами более южными, а во флоре Ч являются самыми малочисленными и завершают общий список семейств. Во флоре Д наблюдается сходство в наборе и расположении семейств в нисходящем ряду с флорами гипоарктических подзон: *Compositae* (Д — 6—7; Ш — 4; К — 4—5; А, М — 6), *Scrophulariaceae* (Д — 9; А — 9; Ш, Т — 9—10), *Juncaceae* (Д, Ш, К — 12—13; А — 11—12; М — 11; Т — 13) и особенно с флорами южной гипоарктической подзоны: *Salicaceae* (Д, К — 8; М — 7—9), *Leguminosae* (Д, К — 12—13; М — 12). Этот отрыв флоры Д от флор арктических подзон и сближение с флорами гипоарктических подзон хорошо виден на дендрограмме и дендрите. Для флор гипоарктических подзон характерен одинаковый состав и почти одинаковое положение первых шести семейств (исключение — флора К). Отличает флоры от флор арктической группы увеличение роли семейств *Cyperaceae* (место 3, только А — 4) и *Compositae* (с 4 по 6) и уменьшение роли сем. *Saxifragaceae*, которое во флорах северной гипоарктической подзоны занимает места 5—7, а во флорах южной — 7—9 (М) и 9—10 (К).

Флоры северной гипоарктической подзоны, составляющие наиболее компактную группу, имеют одинаковый состав первых девяти семейств в нисходящем ряду лишь с незначительными перестановками. В составе десяти ведущих семейств этой группы появляется сем. *Leguminosae* (место 8, Ш — 7—8), которое не входило в состав ведущих во флорах арктической группы (во флоре Ч вообще отсутствует) и во флорах южной гипоарктической подзоны опять выпадает из числа десяти ведущих. Роль сем. *Saxifragaceae* во флорах северной гипоарктической подзоны несколько выше, чем во флорах южной, а роль семейств *Ranunculaceae*, *Scrophulariaceae*, *Salicaceae* значительно ниже.

Флоры подзоны южных гипоарктических тундр не составляют отдельной группы. Флора М имеет несколько более северный характер: состав первых 7 ведущих семейств флоры М в нисходящем ряду (в том числе *Cruciferae* и *Caryophyllaceae*) одинаков с флорами северной гипоарктической подзоны, тогда как во флоре К сильнее проявляются «южные» черты: значительно выдвинуто вперед сем. *Scrophulariaceae* (6), на более дальних местах сем. *Saxifragaceae* (9—10), несколько повышена роль сем. *Polygonaceae* (9—10).

Дендрограмма максимального сходства флор по процентному соотношению родов несколько отличается от таковой семейств (см. рисунок, *Б*). Уровень максимального сходства флор ниже — в интервале 74—88%. Флора Ч обособлена от всех остальных флор (максимальное сходство с флорой П — 74.5%), которые затем делятся на 2 группы. Одну составляют обе флоры подзоны арктических тундр П и Д (82.1%), вторую — флоры подзоны гипоарктических тундр. Самый высокий уровень сходства у флор Т и Ш (87.4%) и А и Ш (87.3%). Флоры южной гипоарктической подзоны на незначительно меньшем уровне сходства присоединяются к северным гипоарктическим через флору Т (Т и М — 86.5, К и М — 86.0%). Дендрит максимального сходства флор по процентному соотношению родов представляет прямую линию, подчеркивая плавный одно-

направленный характер изменения флор по этому признаку в зональном ряду. Наиболее далека по набору и соотношению ведущих родов от всех остальных высокоарктическая флора Ч. Как и в арктической группе флор, самый богатый видами род во флоре Ч — *Saxifraga*, но уже на место 2—3 в нисходящем ряду (5 видов) здесь выходит вместе с родом *Draba* (как и у всех арктических) род *Poa*, который во флорах П и Д занимает отдаленные места (9—10 и 15—21). На место 4—5 (3 вида) во флоре Ч отходит род *Ranunculus*, который во флорах П и Д занимает места 3 и 2—3 (6 и 9 видов соответственно), на 11—17 месте роды *Carex* и *Minuartia* (по 1 виду), выпадают роды *Pedicularis* и *Taraxacum*. Это отдаляет флору Ч от флор арктической группы, объединенных между собою сходством по богатству видами не только первого и второго, но и третьего рода в нисходящем ряду (*Ranunculus*), а также существенным повышением роли *Pedicularis*, *Papaver*, *Eriophorum* и других, появлением *Taraxacum*, *Puccinella*, *Festuca*, *Astragalus* и др. На место 4 во флоре П выходит род *Stellaria* (4 вида), во флоре Д — *Salix* (7 видов). На следующих местах 5—8 (по 3 вида) во флоре П роды *Eriophorum*, *Salix*, *Papaver*, *Pedicularis* (род *Carex* на 9—18 месте: 2 вида); во флоре Д на 5—7 месте (по 5 видов) роды *Carex*, *Papaver*, *Pedicularis* (*Eriophorum* на 8—11 месте: 4 вида), что приближает флору Д к группе флор гипоарктических подзон. Таким образом, через флору Д, наиболее сходную по соотношению богатства родов с флорой А, арктическая группа флор присоединяется к гипоарктической (см. рисунок, *б*). Как и по соотношению семейств, компактную группу составляют флоры обеих гипоарктических подзон. Самыми богатыми родами в этих флорах являются 7 первых родов в нисходящем ряду ведущих, одинаковые во всех трех флорах северной гипоарктической подзоны. Существенно, что в их числе роды *Carex*, *Salix*, *Pedicularis*, *Poa*. Флоры южной гипоарктической подзоны по соотношению ведущих родов близки флорам северной, особенно флоре Т, но имеются и значительные различия: род *Saxifraga* во флорах М и К отходит на 6 и 5 места соответственно (Т — 3), род *Salix* выдвигается на 3—4 (Т — 6—7). Во флоре К род *Draba* на 8—9 месте (М и А — 1, Т — 2, Ш — 3), а род *Pedicularis* на 2 (в остальных флорах гипоарктических подзон не ближе пятого, только А — 4—5).

Итак, по всем рассмотренным показателям таксономической структуры сравниваемые флоры образуют однонаправленный зональный ряд, соответствующий уменьшению теплообеспеченности лета с юга на север. Не случайно оптимальный дендрит сходства соотношения ведущих родов представляет прямую линию. В том же порядке (с небольшой инверсией М—Т и Т—К) с юга на север уменьшается число семейств и родов, повышается доля видов в 10 ведущих семействах и родах, и лишь доля семейств и родов с 1—2 видами остается сравнительно стабильной.

Относительное расстояние по разным показателям между флорами в зональном ряду неодинаково. Наиболее сходны между собою по комплексу показателей таксономической структуры флоры подзоны северных гипоарктических тундр (особенно Т и Ш), тогда как обе флоры подзоны южных гипоарктических тундр и особенно обе флоры из подзоны арктических тундр и высокоарктическая флора образуют более рыхлые и непостоянные группировки. Арктическая флора Д по соотношению ведущих семейств ближе к гипоарктическим флорам (особенно к флоре М), а по соотношению ведущих родов — к арктической флоре П. Наиболее своеобразна по комплексу показателей высокоарктическая флора Ч.

Основной причиной перестройки таксономической структуры в зональном ряду являются одностороннее выпадение с юга на север многих семейств и родов, а также обеднение других семейств и родов видами и относительное (очень редко и лишь на отдельных отрезках ряда также абсолютное) усиление в том же направлении роли оставшихся семейств и родов. Последние, как правило, содержат значительное число криофильных арктоальпийских и арктических видов с повышенной толерантностью к экстремальным условиям арктических и высокоарктических тундр.

ЛИТЕРАТУРА

Заки М. А., Шмидт В. М. О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья. I. Методика и анализ структуры 5 региональных и 11 локальных флор. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., № 9, 1973, с. 57—69. — *Малышев Л. И.* Флористические спектры Совет-

ского Союза. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 17—40. — *Малышев Л. И.* Флористическое районирование на основе количественных признаков. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1581—1588. — *Марина Л. В.* Опыт сравнительного анализа высокогорных флор речных бассейнов хребта Куркуре (Восточный Алтай). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 285—292. — *Ребристая О. В., Шмидт В. М.* Сравнение систематической структуры флоры методом ранговой корреляции. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 11, с. 1353—1364. — *Семкин Б. И.* Дескриптивные множества и их применение. — В кн.: Исследование систем. I Анализ сложных систем. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 83—94. — *Соколова М. В.* Опыт количественного сравнения восьми конкретных флор Таймыра. — Бот. журн., 1983, т. 69, № 2, с. 211—217. — *Толмачев А. И.* Богатство флор как объект сравнительного изучения. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1970, № 9, вып. 2, с. 71—83. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 23 V 1983.

УДК 581.331.2 : 582.783 (470.312) (470.313)

Бот. журн., т. 69, № 6

В. Ф. Тарасевич

ПЫЛЬЦА РОДОВ *PARTHENOCISSUS* И *AMPELOPSIS* (*VITACEAE*) ИЗ МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОКСКО-ДОНСКОЙ РАВНИНЫ

V. F. TARASEVICH. POLLEN OF THE GENERA *PARTHENOCISSUS* AND *AMPELOPSIS* (*VITACEAE*) FROM THE MIOCENE DEPOSITS OF OKA-DON PLAIN

Приводятся описания двух новых видов рода *Parthenocissus* и нового вида рода *Ampelopsis*. Родовые различия пыльцевых зерен подтверждаются данными сканирующего электронного микроскопа. Дана карта ископаемых находок пыльцы родов *Parthenocissus* и *Ampelopsis*.

При изучении ископаемых палинофлор палинологи находят пыльцу сем. *Vitaceae* в отложениях разного возраста. Часто ее описывают по искусственной классификации (предполагая родство ее с естественными таксонами) или относят ошибочно к другим семействам. При палинологическом изучении миоценовых отложений Окско-Донской равнины я установила по пыльце два новых вида рода *Parthenocissus* и один новый вид рода *Ampelopsis*.

В современной флоре земного шара сем. *Vitaccae* насчитывает 12 родов и почти 700 видов, произрастающих в умеренной, тропической и субтропической областях. О широком распространении виноградовых в третичное время в северном полушарии свидетельствуют находки пыльцы, отпечатков листьев, плодов и семян из отложений. Интересно отметить, что северная граница ареала этого семейства в прошлом была значительно отодвинута к северу по сравнению с современной: в Европе ареал захватывал среднюю полосу Русской равнины, а в Сибири — Тазовский полуостров (Любомирова, 1972, 1976).

Ископаемая пыльца представителей виноградовых стала определяться палинологами с уверенностью сравнительно недавно. Трудности при определении ископаемых пыльцевых зерен связаны с тем, что они принадлежат трехбороздно-поровому или трехбороздно-оровому типу с сетчатой скульптурой. Этот тип пыльцевых зерен широко распространен среди таких семейств, как, например, *Celastraceae*, *Araliaceae*, *Rhamnaceae*, *Leeaceae*, *Oleaceae*, *Cornaceae*, *Mastixiaceae*, *Vitaceae* и многих других.

Пыльцевые зерна сем. *Vitaceae* описаны в литературе как кольпоратные[1] (Erdtman, 1952; Reille, 1967; Petria, 1969a, b, 1970a, b) или как бороздно-поровые (Куприянова, 1978). Наиболее детальное исследование палиноморфологии

[1] Кольпоратные — бороздно-оровые, так как апертуры в бороздах называются орами (Erdtman, 1952); термин «пора» Erdtman применяет только к апертурам неэкваториальным и не связанным с бороздами. В русском переводе этой работы под редакцией И. М. Покровской кольпоратные переводятся как бороздно-апертурные. Бороздно-поровые следует называть кольпопоратными (colpororate).

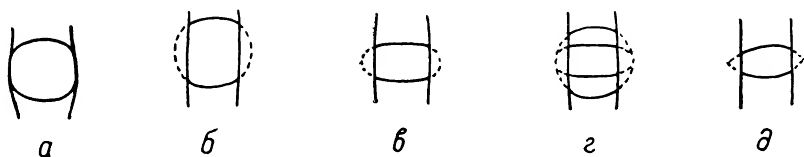


Рис. 1. Схема строения апертур пыльцевых зерен представителей родов *Parthenocissus* и *Ampelopsis*.

а — *Parthenocissus henryana*, борозда с порой, *б* — *Ampelopsis arborea*, борозда с округлой орой, *в* — *A. vitifolia*, борозда с вытянуто-овальной орой, *г* — *A. brevipedunculata*, борозда со сложной орой, *д* — *A. orientalis*, борозда с линзовидной орой.

этого семейства было проведено M. Reille, в работе которого приводятся описания пыльцы 32 видов из 9 родов. На микрофотографиях и рисунках видно, что апертуры пыльцевых зерен относятся к сложным: бороздно-поровым и бороздно-оровым.

В связи с находками в миоценовых отложениях Окско-Донской равнины ископаемой пыльцы, принадлежащей сем. *Vitaceae*, и необходимостью установления ее родственных связей с пыльцевыми зернами современных родов и видов я исследовала пыльцевые зерна 8 современных видов рода *Ampelopsis* и 6 видов рода *Parthenocissus*. Изучение проводили на образцах, предварительно обработанных разными методами: спиртовым методом с последующим окрашиванием основным фуксином и ацетолизным методом. Было установлено, что пыльцевые зерна рода *Parthenocissus* бороздно-поровые; поры округлые, реже слегка овальные, четко очерченные, с заметно утолщенным краем, почти не выходящие за края борозд (рис. 1, *а*). Пыльцевые зерна рода *Ampelopsis* бороздно-оровые, борозды длинные, широкие при спиртовой обработке, с утолщенным краем, на концах часто притупленные или закругленные, несколько у́же оры. По очертанию оры относятся к четырем типам: 1 — округлые (*A. arborea* (L.) Koehne (рис. 1, *б*), *A. aconitifolia* Bunge) 2 — вытянуто-овальные (*A. vitifolia* (Boiss.) Planch. (рис. 1, *в*), *A. serjanifolia* Regel); 3 — линзовидные (*A. orientalis* (Lam.) Planch. (рис. 1, *д*), *A. japonica* (Thunb.) Makino, *A. delawayana* Planch.);[2] 4 — сложные (*A. brevipedunculata* (Maxim.) Trautv. (рис. 1, *г*). Особое внимание обращает на себя последний тип, обнаруженный лишь у одного современного вида. Ора представлена двумя несовпадающими отверстиями: верхним — округлым и нижним — овальным, что хорошо видно на микрофотографиях пыльцевых зерен (рис. 2, *9*, *10* — см. вклейку). Этот же тип оры отмечен у пыльцевых зерен ископаемого вида *A. rossica* Tarasevicz sp. nov.

Пыльцевые зерна рода *Ampelopsis* имеют сетчатую скульптуру, при этом размеры ячей сетки варьируют от крупных (*A. vitifolia*, *A. orientalis*) до мелких (*A. arborea*, *A. aconitifolia*, *A. brevipedunculata*, *A. japonica*, *A. delawayana*). На приведенных микрографиях пыльцевых зерен современных видов — *Parthenocissus henryana* (Hemsl.) Diels et Gilg (рис. 3, *12*, *13* — см. вклейку), *P. inserta* (A. Kerner) Fritsch (рис. 3, *8*, *11*), *Ampelopsis brevipedunculata* (рис. 2, *7*, *11*, *12*) и *A. vitifolia* (рис. 2, *6*) — видны их родовые различия. Пыльцевые зерна обоих родов имеют сетчатую скульптуру поверхности. У *Parthenocissus henryana* и *P. inserta* ячеи сетки крупные, просветы округлые или овальные, вытянутые в полярном направлении, почти равные по ширине стенкам. У *Ampelopsis brevipedunculata* и *A. vitifolia* характер ячей иной: стенки ячей широкие в 2—3 раза шире просветов, просветы небольшие, округлые или слегка овальные.

Судя по находкам ископаемой пыльцы родов *Parthenocissus* и *Ampelopsis* (рис. 4), виноградовые являлись характерным компонентом третичных флор. Некоторые исследователи при определении фоссильных пыльцевых зерен сем. *Vitaceae* использовали искусственную классификацию, но указывали родство с сем. *Vitaceae* или родами *Cissus* и *Parthenocissus* (Thomson, Pflug, 1953; Weyland e. a., 1958; Tschudy, Loenen, 1970; Thiele-Pfeiffer, 1980). Иногда при изучении ископаемых флор пыльцевые зерна сем. *Vitaceae* ошибочно относили

---

[2] К этому типу принадлежит *A. heterophylla* (Thunb.) Siebold et Zucc., являющийся синонимом *A. brevipedunculata*.

Находки ископаемых пыльцевых зерен представителей родов *Parthenocissus* и *Ampelopsis*

Автор и год находки	Район находки	Возраст	Таксон
Thomson, Pflug, 1953	ФРГ	Верхний—нижний миоцен	*Tricolporopollenites marcodurensis* P. W. Thomson et H. Pflug cf. *Cissus, Parthenocissus* (табл. 13, фиг. 5—9)
Traverse, 1955	Северная Америка	Верхний олигоцен—нижний миоцен	*Parthenocissus neshobensis* A. Traverse (табл. 11, фиг. 81)
Doktorowicz-Hrebnicka, 1956	Северная Польша	Миоцен	cf. *Staphylea — Pollenites perexpressus* Dokt.-Hrebn. (табл. XXI, фиг. 4, 5 non 7)
Weyland e. a., 1958	Югославия	»	*Tricolporopollenites* cf. *Parthenocissus* (табл. 13, фиг. 9—13)
Altehenger, 1959	ФРГ	Плиоцен	cf. *Parthenocissus* (табл. 5, фиг. 25, 26)
Pacltova, 1960	Северная Богемия	Верхний олигоцен—нижний миоцен	*Tricolporopollenites* cf. *Araliaceae* (табл. XXVII, фиг. 7—9; табл. XXIX, фиг. 4—6)
Doktorowicz-Hrebnicka, 1960	Центральная Польша	Средний миоцен	*Araliaceae*? *Pollenites alexandri* Dokt.-Hrebn. (табл. XLI, фиг. 209, 210)
Romanowicz, 1961	Нижняя Силезия	Верхний олигоцен	*Staphylea* (табл. XX, фиг. 260)
Planderova, 1961	Южная Словакия	Миоцен	*Staphylea* sp. (табл. 10, фиг. 7)
Zagwijn, 1963	Нидерланды	Плиоцен	*Partenocissus* (cf. *P. tricuspidata*) (табл. 25, фиг. 11—13)
Stuchlik, 1964	Польская низменность	Миоцен	Genus *Parthenocissus* (табл. XVIII, фиг. 18, 19)
Панова, 1966, в кн.: «Палеопалинология», т. 3	Омская обл.	Нижний—средний олигоцен	*Parthenocissus* sp. (табл. XLVI, фиг. 13, 14)
Бойцова, 1966, в кн.: «Палеопалинология», т. 3	Актюбинская обл.	Нижний—средний олигоцен	*Parthenocissus* sp. (табл. XLVI, фиг. 15)
Pacltova, 1966	Словакия	Верхний олигоцен—нижний миоцен	*Araliaceae. Tricolporopollenites* cf. *alexandri* Dokt.-Hrebn. (табл. XXI, фиг. 1—4)
Рамишвили, 1969	Грузия	Верхний понт	*Parthenocissus quiquefolia* (L.) Planch. (табл. XIX, фиг. 1а, 1б, 2а, 2б)
Tschudy, Loenen, 1970	Северная Америка	Верхний эоцен	*Tricolporites* sp. cf. *Vitaceae, Parthenocissus* (табл. 5, фиг. 1)
Панова, 1971	Новосибирская обл.	Верхний олигоцен	*Parthenocissus* sp. (табл. IV, фиг. 17)
Меркулова, 1971	Прииртышье (Тары)	Олигоцен	*Parthenocissus* sp. (табл. II, фиг. 38, 39)
Любомирова, 1972	Западная Сибирь (север)	Нижний—средний олигоцен	*Parthenocissus quinquefoliiformis* Lubom. (табл. 72, фиг. 4, 5, рис. 64), *P. semicordatiformis* Lubom. (табл. 72, фиг. 6, 7; рис. 65)
Stachurska e. a., 1973	Польша (Сосница)	Нижний плиоцен	*Parthenocissus* sp. (табл. XII, фиг. 10)
Ананова, 1974	Русская равнина (юг)	Средний—верхний миоцен	*Firmiana micropollinia* Ananova (табл. XXVIII, фиг. 3, 4)
Любомирова, 1976	Западная Сибирь (север)	Верхний эоцен	*Parthenocissus quinquefoliiformis* Lubom. (табл. XII, фиг. 1, 2, 2а), *P. semicordatiformis* Lubom. (табл. XII, фиг. 3)
Menke, 1976	ФРГ	Плиоцен	cf. *Parthenocissus* (табл. 25, фиг. 11—13)
Ананова, Тарасевич, 1977	Окско-Донская равнина	Средний миоцен	*Parthenocissus* sp.
Oszast, Stuchlik, 1977	Польша	Миоцен	*Parthenocissus* sp. (табл. 10, фиг. 13—16)
Шатилова, Мчедлишвили, 1980	Западная Грузия	Плиоцен	*Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. (табл. XXVIII, фиг. 5, 5а, 6, 6а)

Автор и год находки	Район находки	Возраст	Таксон
Ананова, Данг Ван Бат, 1980	Центральный Вьетнам	Плиоцен	*Parthenocissus* sp. (табл. 7, фиг. 5)
Тарасевич (настоящая работа)	Окско-Донская равнина	Средний миоцен	*Ampelopsis rossica* Tarasevicz, *Parthenocissus macroreticulata* Tarasevicz, *P. magnifica* Tarasevicz

к другим семействам, таким как *Staphyleaceae* (Doktorowicz-Hrebnicka, 1956; Romanowicz, 1961; Planderova, 1961), *Sterculiaceae* (Ананова, 1974), *Araliaceae* или *Cornaceae* (Doktorowicz-Hrebnicka, 1960; Pacltova, 1960, 1966).

Пыльца *Parthenocissus* была обнаружена в верхнем олигоцене—нижнем миоцене Северной Америки (Traverse, 1955), олигоцене Актюбинской и Омской областей («Палеопалинология», 1966), миоцене Польши (Stuchlik, 1964; Oszast, Stuchlik, 1977), а также плиоцене Нидерландов (Zagwijn, 1963), Германии (Menke, 1976), Польши (Stachurska e. a., 1973), Грузии (Рамишвили, 1969; Шатилова, Мчедлишвили, 1980) и Центрального Вьетнама (Ананова, Данг Ван Бат, 1980). Самые северные находки пыльцы этого рода известны из эоцена Западной Сибири, откуда К. А. Любомирова (1976) определила пыльцу двух видов: *Parthenocissus quinquefoliiformis* Lubom. и *P. semicordatiformis* Lubom., ранее описанных ею из олигоценовых отложений этого района (см. таблицу).

При изучении миоценовой палинофлоры Окско-Донской равнины я обнаружила пыльцевые зерна, принадлежащие двум новым видам рода *Parthenocissus* и одному новому виду рода *Ampelopsis*. Удалось проследить стратиграфическую приуроченность их к терновским слоям среднемиоценовых отложений изученного района, причем пыльца рода *Ampelopsis* установлена в ископаемом состоянии впервые. Прежде чем перейти к описанию пыльцевых зерен новых видов, необходимо заметить, что они нигде в спорово-пыльцевых спектрах не встречаются в больших количествах, а представлены, как правило, единично.

Род *Parthenocissus* Planch.

Parthenocissus macroreticulata Tarasevicz sp. nov.

(рис. 3, *1—4*, *9*)

О п и с а н и е. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, эллипсоидальные, встречаются в экваториальной проекции, в очертании продолговато-эллипти-

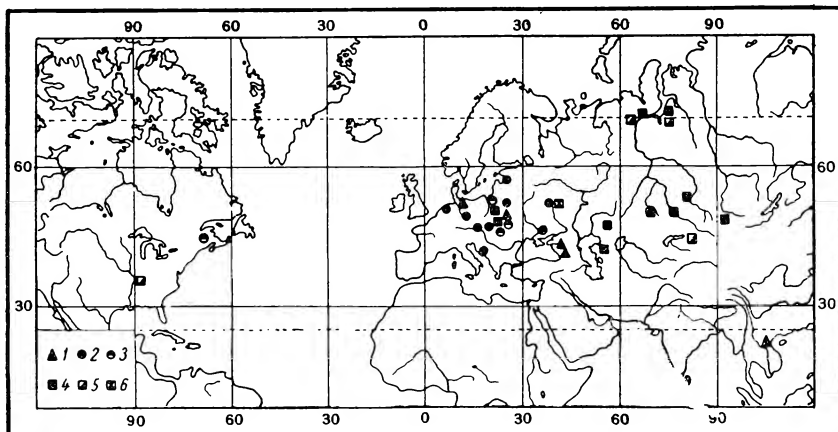


Рис. 4. Места находок ископаемой пыльцы представителей родов *Parthenocissus* (*1—5*) и *Ampelopsis* (*6*).

1 — плиоцен, *2* — миоцен, *3* — миоцен—олигоцен, *4* — олигоцен, *5* — эоцен, *6* — миоцен.

ческие, размером 44.8×38.1—47.1×40.2 мкм. Борозды узкие, длинные, немного не доходят до полюсов, с ровными, слегка утолщенными краями, на концах притупленные, поры четко очерченные, от округлых до слегка овальных, поперечно вытянутых, со слегка утолщенными краями, размером 3.2×5.0—4.0×4.0 мкм, диаметр апокольпиумов 5.0—6.1, ширина мезокольпиумов 11.1—14.0 мкм. Экзина перфорированно-покровная, 3.4 мкм толщиной, сэкзина толще нэкзины; скульптура сетчатая, ячеи сетки крупные, 1.5—2.0 мкм в диам., толстостенные, в очертании округлые или овальные, часто несколько вытянутые вдоль полярной оси, по направлению к бороздам мельчают, стерженьки расставленные, с крупными овальными головками, около 1.5 мкм длиной. Цвет зерен желтый.

Голотип: рис. 3, *1—4*, препарат 248, скв. 72, гл. 95 м, Окско-Донская равнина, с. Лозовка, терновские слои ламкинской свиты, средний миоцен.

Изотип: рис. 3, *9*, препарат 251, скв. 72, гл. 101 м, там же.

Пыльцевые зерна по своим морфологическим признакам довольно постоянны.

Пыльцевые зерна *P. macroreticulata* отличаются от пыльцевых зерен *P. quinquefoliiformis*, описанных Любомировой (1972) из олигоценовых отложений Западной Сибири, отсутствием утолщенности экзины на полюсах. Этим же признаком, а также несколько более мелкими размерами они отличаются от пыльцевых зерен *Pollenites perexpressus* (Doktorowicz-Hrebnicka, 1956) и современного вида *Parthenocissus quinquefolia*. Определенное сходство пыльцевые зерна *P. macroreticulata* имеют с пыльцевыми зернами, изображенными A. Altehenger (1959), однако отсутствие описания не позволяет провести их сравнение по всем признакам. Бо́льшую близость описанные пыльцевые зерна проявляют с таковыми современного китайского вида *P. henryana* (рис. 3, *5—7*, *12*, *13*; рис. 1, *а*) — лиана, произрастающая в Центральном Китае, но не тождественны им, отличаясь несколько более крупными порами.

Геологическое распространение. Пыльцевые зерна установленного вида встречаются единично в среднемиоценовых отложениях Окско-Донской равнины.

Parthenocissus magnifica Tarasevicz sp. nov.

(рис. 2, *1—3*)

1961. *Staphylea*. Romanowicz, с. 353, табл. XX, фиг. 260.
1961. *Staphylea* sp. Planderova, табл. X, фиг. 7.
1973. *Parthenocissus* sp. Stachurska, Sadowska, Dyjor, с. 167, табл. XII, фиг. 10.

Описание. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, эллипсоидальные, встречаются в экваториальной проекции, в очертании продолговато-эллиптические, размером 48.0×28.3—55.2×33.1 мкм. Борозды длинные, почти доходят до полюсов, узкие, с ровными, слегка утолщенными краями, диаметр апокольпиумов 5.5—7.5, ширина мезокольпиумов 14.5—16.3 мкм, поры округлые, иногда слегка овальные, вытянутые по экватору, размером 4.7×4.5—4.8××4.8 мкм. Экзина 2.0—2.4 мкм, перфорированно-покровная; скульптура ямчато-сетчатая, при высоком положении тубуса микроскопа видны ямки округлой или овальной формы, с четко очерченными супратегиллятными утолщениями по краю, при низком положении тубуса проступает четкая сетка с более или менее овальными или округлыми ячеями, стенки ячей шире просветов, просветы глубокие, стерженьки длинные, тонкие, с расширенными головками. Цвет пыльцевых зерен желтый. Пыльцевые зерна варьируют в размерах.

Голотип: рис. 2, *1—3*, препарат 248/4, скважина 72, глубина 95 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, терновские слои ламкинской свиты, средний миоцен.

Пыльцевые зерна изученного вида сходны с таковыми, описанными I. Romanowicz (1961) и E. Planderova (1961) как *Staphylea*, а A. Stachurska с соавторами (1973) — как *Parthenocissus* sp. Последние обратили внимание на характерные утолщения стенок ячей сетки. Пока мне не удалось найти аналогов этого вида в современной флоре.

Геологическое распространение. Пыльцевые зерна изученного вида встречаются в среднем миоцене Окско-Донской равнины, миоцене Южной Словакии, олигоцене Южной Силезии, нижнем плиоцене Польши.

Род *Ampelopsis* Michx.

Ampelopsis rossica Tarasevicz sp. nov.

(рис. 2, *4*, *5*)

Описание. Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, эллипсоидальные, встречаются в экваториальной проекции, в очертании широкоэллиптические, размером 38.1×31.0—40.1×32.5 мкм. Борозды длинные, почти доходят до полюсов, со слегка утолщенными краями, диаметр апокольпиумов 5.7—6.1, ширина мезокольпиумов 17.2—19.0 мкм. Оры сложные, представленные двумя несовпадающими отверстиями: верхнее — почти округлое, 4.1—4.3 мкм в диам., нижнее — вытянуто-овальное, 1.7—1.9 мкм шир., по длине совпадает с верхним. Экзина 2.0 мкм, перфорированно-покровная; скульптура сетчатая, ячеи сетки мелкие, одинаковые, стенки ячей шире просветов, просветы глубокие, стерженьки мелкие, густо расположенные, с расширенными головками. Цвет зерен зеленовато-желтый.

Голотип: препарат 248, скв. 95 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, терновские слои ламкинской свиты, средний миоцен.

Ископаемые пыльцевые зерна близки пыльцевым зернам современного вида *Ampelopsis brevipedunculata* (рис. 1, *г*; 2, *7—12*), произрастающего на Дальнем Востоке, п-ове Корея, в северо-восточном Китае. Сходство проявляется в характере скульптуры поверхности и строении оры, отличие состоит в меньших размерах и более тонкой экзине у ископаемого вида.

Геологическое распространение. Пыльцевые зерна установленного вида встречаются единично в среднемиоценовых отложениях Окско-Донской равнины.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской равнины. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 196 с. — *Ананова Е. Н., Данг Ван Бат.* Первые данные о палинофлорах осадочно-вулканогенной формации Центрального Вьетнама. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 971—977. — *Ананова Е. Н., Тарасевич В. Ф.* Палинологическое обоснование возраста ламкинской и горелкинской свит Окско-Донской равнины. М.: Недра, 1977, с. 57—85. — *Куприянова Л. А.* Сем. *Vitaceae* Juss. — В кн.: Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1978, с. 163—164. — *Любомирова К. А.* Пыльца новых видов палеогеновых покрытосеменных Западной Сибири. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных. М.: Наука, 1972, с. 328—367. — *Любомирова К. А.* Палинологическая характеристика чеганского горизонта на севере Западной Сибири. — В кн.: Палинологические исследования. Тр. Всес. н.-и. нефтяного геол.-разв. ин-та, 1976, вып. 374, с. 33—45. — *Меркулова К. А.* О границе палеогена и неогена в Западной Сибири (по данным спорово-пыльцевого анализа). — В кн.: Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. К III Международной конференции. СССР, Новосибирск; М.: Наука, 1971, с. 51—59. — *Палеопалинология*, т. 3. Л.: Недра, 1966. 366 с. — *Панова Л. А.* Олигоцен Западно-Сибирской низменности. — В кн.: Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. К III Международной конференции. СССР, Новосибирск. М.: Наука, 1971, с. 40—50. — *Рамишвили И. Ш.* Понтическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 134 с. — *Шатилова И. Ш., Мчедлишвили Н. Ш.* Палинологические исследования чауддинских отложений Западной Грузии и их стратиграфическое значение. — Тбилиси: Мецниереба, 1980. 124 с. — *Altehenger A.* Floritisch belegte klimaschwakungen im mitteleuropäischen pliozan der Reuver—Stube. — Palaeontographica, 1959, Bd 106, Abt B, N 1—3, S. 11—70. — *Doktorowicz-Hrebnicka J.* Wzorocowe spectra pyłkowe pliocenskich osadów węglonośnych. — Inst. Geol. Prace, 1956, t. 15, S. 87—137. — *Doktorowicz-Hrebnicka J.* Paralelizacja pokładów węgla brunatnego wojewodztwa bydgoskiego i poznańskego. — Inst. Geol., 1960, biul. 157, t. 3, S. 69—133. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p. — *Menke B.* Pliozane und altestquartare Sporen- und Pollenflora von Schleswig-Holstein. — Geol. Jahrb. Reihe A, 1976, Hf 32. 197 S. — *Oszast J., Stuchlik L.* Roślinność Podhala w neogenie. — Acta palaeobotanica, 1977, vol. 18, N 1, p. 45—86. — *Pacltova B.* Rostlinne microfosilie (hlavně sporomorphy) z lignitových ložisek u Mydlovar v Českobudejovicke pávni. — Sbornik Ůstredního ústavu geol., Odd. paleontol., 1960, sv. 25, S. 1—68. — *Pacltova B.* Výsledky mikropaleobotanickych studiĭ chat—akvitanskeho souvrstvi na Slovensku. — Rospravy Cesk. Acad. Ved, Rada matemat. Prirod. Ved, 1966, roc. 76, ses. 13, S. 3—68. — *Petria E.* Contribuţii la studiul structurii morphologice a granulelor de polen ale familiei *Vitaceae*. III. (gen. *Tetrastigma*). — Studii şi ceretari de biol., ser. bot. 1969a, t. 21, N 6, p. 399—401. — *Petria E.* Contribuţii la studiul structurii morphologice a granulelor de polen ale familiei *Vitaceae*. IV (genul *Vitis* şi citeva soiuri de culture). — Annalele Universitat., Bucuresti, biol. veget., 1969b, t. 18, p. 171—181. — *Petria E.* Contribuţii la cunoasterea structurii microsporilor fam. *Vitaceae*. I. (g. *Ampelopsis*, *Cayratia*, *Ampelocissus*). — Lucr. Grad. bot. Bucuresti., 1970a, p. 391—426. — *Petria E.* Contributii la studiul structurii morphologice a microsporilor fam. *Vitaceae*. II (g.

Cissus, *Parthenocissus*, *Pterisanthes* și *Rhoicissus*). — Lucr. Grad. bot. Bucuresti, 1970b, p. 427—442. — *Planderova E.* Prispevok k palynologickému vyzkum niektorych oblasti juzného Slovenska. — Biol. Prace, Sect. Biol. a Lek Ved Slov. Akad. Ved., 1961, t. 7, N1, S. 77—109. — *Reille M.* Contribution à l'étude palynologique de la famille des Vitacées. — Pollen et Spores, 1967, vol. 9, N 2, p. 279—303. — *Romanowicz I.* Analiza sporowo-pylkowa osadów obszaru trzeiorzedowych z okolic Boleslawca i Lebrzydowej. — Inst. Geol., 1961, biul. 158, S. 325—409. — *Stachurska A.*, *Sadowska S.*, *Dyjor S.* The neogene flora at Sośnica near Wroclaw in the light of geological and palynological investigations. — Acta Palaeobot., 1973, vol. 14, N 3, p. 147—176. — *Straka H.*, *Simon A.* Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam. 122—125: Pollen et Spores, 1967, vol. 9, N 1, p. 59—70. — *Stuchlik L.* Pollen analysis of the miocene deposits at Rypin. — Acta Palaeobot., 1964, vol. 5, N 2, p. 1—111. — *Thiele-Pfeiffer H.* Di miozäne Microflora aus dem Braukohlentagebau Oder bei Wackerdorf (Oberpfalz). — Palaeontographica, 1980, Bd 174, Abt B, N 4—5, S. 95—224. — *Thomson P. W.*, *Pflug H.* Pollen und Sporen des Mitteleuropaichen Tertiärs. — Paleontographica, 1953, Bd 94, Abt B, N 1—4. 138 S. — *Traverse A.* Pollen analysis of the Brandon lignite of Vermont. — Bureau Mines Report Investigations, 1955, N 5151. 108 p. — *Tschudy R. H.*, *Loenen S. D.* Illustrations Plant Microfossilis from the Yazoo Clay (Jackson Group, Upper Eocene) Mississippi. — Geol. Surv. prof. paper, 1970, 643-e, 6 p. — *Weyland H.*, *Pflug H. D.*, *Pantic N.* Untersuchungen über die Sporen- und Pollen-flora einiger Jugoslawischer und Griechischer Braunkohlen. — Palaeontographica, 1958, Bd 105, Abt B, N 1—4, S. 75—89 — *Zagwijn W. H.* Pollen-analytic investigations in Tiglian of the Netherlands Meded. — Geol. Sticht., Niewe Ser., 1963, N 16, S. 49—71.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 20 VII 1981.

УДК 56 : 581 : 551.791 (234.851)

Бот. журн., т. 69, № 6

К. П. Проскурин

О ПЛЕЙСТОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ г. КАРПИНСКА (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)

K. P. PROSKURIN. ON THE PLEISTOCENE FLORA OF THE KARPINSK CITY (THE NORTHERN URALS)

Изучены растительные остатки двух горизонтов плейстоценовых отложений, вскрытых в угольном карьере на окраине г. Карпинска. Флора воспроизводит лесную растительность из хвойных (*Picea*, *Pinus*, *Abies*, *Larix*, *Juniperus*), листопадных (*Betula*, *Populus*, *Salix*, *Padus*) древесных пород и многих травянистых растений. Для флоры характерно наличие ныне более северных, холодостойких видов (*Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Potamogeton sibiricus*, *Sparganium hyperboreum*) и видов более теплолюбивых, в настоящее время распространенных на западе и юге Европы и в Восточной Азии (*Potamogeton densus*, *P.* e gr. *maackianus*).

Плейстоценовая флора Урала в целом изучена еще слабо, а палеокарпологическим методом выполнены только две работы (Дорофеев, 1950; Колесникова, 1957). Летом 1981 г. автор вместе с геологами А. М. Сухоруковым, Е. С. Синицких, Э. И. Рудоем (г. Свердловск) обследовали Богословский угольный карьер близ г. Карпинска. В восточной стенке карьера сверху вниз вскрываются горизонты (глубина, м):

1. Торф бурый 0.45
2. Серые и светло-серые алевритистые глины и алевриты 1.00
3. Суглинки бурые со щебнем; фациально замещаются горизонтом 4 2.00
4. Серые плотные глины 2.00
5. Серые плотные глины с гравием и щебнем 2.70
6. Горизонтально слоистые галечники серого и светлосерого цвета с песком. В них встречаются линзы мелкозернистых песков и алевритов с растительными остатками 3.50
7. Линзы косослоистых разнозернистых песков с гравием и галькой преимущественно кварцевого состава. С размывом залегают на выветрелых мезозойских породах и содержат линзы растительной трухи 4.00

Исследовали горизонты 6 и 7; из них отмыты растительные остатки (семена, плоды, хвоя, шишки, веточки), по которым определены следующие растения (см. таблицу).

Ниже приводится описание некоторых растений флоры Карпинска.

Juniperus cf. *sibirica* (см. рисунок, *1*, *2* — вклейка): семена 3.7—4.4×2.1—2.7 мм, продолговато-обратнояйцевидные, в сечении угловато-округлые, асимметричные, несколько изогнутые в оси. Ребра на поверхности семян толстые,

Растение	Горизонт 6		Горизонт 7
	верхняя часть	нижняя часть	
Bryales gen.	+	+	+
Picea obovata Ledeb.	+		
Pinus sp.	+	+	
Abies sp.	+		+
Larix sp.	+		
Juniperus cf. *sibirica* Burg.	+		
Nuphar cf. *intermedia* Ledeb.	+		
N. pumila (Timm) DC.	+		+
Ceratophyllum demersum L.	+		+
Batrachium sp.	+	+	+
Ranunculus acer L.	+	+	+
R. auricomus L.		+	+
R. repens L.	+		
R. reptans L.	+	+	
R. sceleratus L.		+	
Thalictrum simplex L.	+	+	+
Papaver sp.	+		
Urtuca dioica L.	+	+	+
Betula alba L.	+		+
B. humilis Schrank	+	+	+
B. nana L.	+	+	+
B. e sect. *Costatae*	+		
Silene sp.	+	+	
Stellaria graminea L.		+	
S. holostea L.		+	
S. media (L.) Cyr.	+		
Atriplex hastata L.	+	+	+
Chenopodium album L.	+	+	+
Ch. rubrum L.		+	
Polygonum dumetorum L.	+		
P. lapathifolium L.	+		+
P. viviparum L.	+	+	
Rumex sp.	+	+	+
Viola sp.	+	+	+
Brassicaceae gen.	+		+
Populus sp.	+		
Salix sp.	+		
Empetrum nigrum L.		+	+
Glaux maritima L.		+	
Euphorbia esula L.		+	
E. palustris L.		+	
Comarum palustre L.	+		+
Dryas octopetala L.	+	+	
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	+	+	+
Padus avium Mill.	+		
Potentilla kuznetzowii (Govor.) Juz.	+	+	
P. norvegica L.			+
Rubus idaeus L.	+		+
R. saxatilis L.			+
Spiraea sp.	+		+
Myriophillum spicatum L.	+		+
M. verticillatum L.	+	+	+
Hippuris vulgaris L.	+		+
Linum usitatissimum L.	+		
Valeriana officinalis L.	+	+	
Menyanthes trifoliata L.	+		+
Mentha sp.	+		
Stachys palustris L.			+
Carduus acanthoides L.	+		
Cirsium cf. *arvense* (L.) Scop.			+
Taraxacum officinale Wigg.	+		
Butomus umbellatus L.	+		
Potamogeton alpinus Balb.	+	+	+
P. crispus L.	+		+
P. densus L.	+		
P. filiformis Pers.	+	+	+
P. lucens L.	+		
P. e gr. *maackianus* A. Benn.	+		

Растение	Горизонт 6		Горизонт 7
	верхняя часть	нижняя часть	
P. natans L.	+		+
P. obtusifolius Mert. et Koch			+
P. pectinatus L.	+		+
P. perfoliatus L.	+	+	+
P. praelongus Wulf.	+		
P. pusillus L.	+	+	+
P. sibiricus A. Benn.			+
P. trichoides Cham. et Schlecht.	+		
Zannichellia palustris L.	+	+	+
Carex subgen. *Carex*	+	+	+
Carex subgen. *Vignea*	+	+	+
Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.	+	+	+
Scirpus lacustris L.	+		+
S. sylvaticus L.	+		
Poaceae gen.	+		
Sparganium hyperboreum Laest.	+		
S. emersum Rehm.	+	+	+
S. minimum Wallr.			+

Примечание. Знаком «плюс» отмечено наличие остатков данного растения в горизонте.

но идущие не по всей длине семени. Кожура толстая, деревянистая, поверхность мелкобугорчатая.

Стелющийся кустарник, распространенный в горах Западной Европы, в арктической зоне европейской части СССР, в Средней Азии, Сибири и на Дальнем Востоке. Для Урала приводится под названием *J. nana* Willd. (Говорухин, 1937 : 71).

Betula e sect. *Costatae* (см. рисунок, *3—7*): плоды 1.3—2.0×1.3 мм, плоские, продолговато-эллиптические или слабо обратнояйцевидные, иногда почти ромбические, с узкими крыльями или без них. Основание слабовыемчатое, верхушка увенчана двумя тонкими коническими рыльцами, которые часто обломаны. Поверхность тускло блестящая, грязно-коричневая. Чешуи 2.9—3.5×2.6—4.2 мм, в плане ромбические, с основанием продолговато- или тупоклиновидным, оканчивающимся острой конической ножкой. Центральная лопасть длинная, с параллельными сторонами, верхушка закруглена и иногда загнута на внутреннюю сторону чешуи. Боковые лопасти округлые (часто обломаны), вдвое короче центральной, отогнуты под углом 45°.

Nuphar cf. *intermedia* (см. рисунок, *8*): семена 4.7—4.9×2.8—3.1 мм, яйцевидные, на верхушке срезанные, крышечки не сохранились. Вдоль семени от верхушки к халазе проходит невысокий валик, отмечающий проводящий пучок. Клетки поверхности 4—6-угольные, беспорядочно расположенные, но вдоль валика лежат продольными рядами. Кожура хрупкая, толщиной 0.2 мм. Поверхность тускло блестящая, светло-коричневая.

Водный многолетник, распространенный в Средней Европе, европейской части СССР, в лесной зоне Сибири и Дальнего Востока, т. е. имеет тот же ареал, что *N. lutea* (L.) Smith и *N. pumila* (Timm) DC., гибридом между которыми этот вид иногда считается (Станков, Талиев, 1949).

Potamogeton densus (см. рисунок, *9*): эндокарп 1.6×1.4 мм, кособратнояйцевидный, с прямым брюшком. Столбик нитевидный, длинный, отходящий от верхнего края брюшка и частично приросший к плечу. Ножки нет. Створка низкая, гладкая, до столбика не доходит, оставляя плечо. Бока впалые с большим, округло-дуговидным отверстием в середине (у современных эндокарпов отверстие щелевидное). Стенки тонкие, мелкоштриховатые, светло-желто-серые.

Обитатель проточных вод рек и ручьев в южном Закавказье и Предкавказье, а также в Прибалтике. За рубежом — в Западной Европе, Гималаях. На Урале отсутствует. История *P. densus* известна с плиоцена Гродненской обл., откуда описан *P. palaeodensus* Dorof. (Дорофеев, 1978), близкий к современному виду, но более мелкоплодный. Находки вполне современных эндокарпов этого вида приводятся также из плейстоцена Белоруссии, Смоленской обл. и Польши.

Близкие формы иногда встречаются в плейстоцене Украины, Воронежской, Липецкой и Тамбовской областей.

Potamogeton filiformis (см. рисунок, *10*, *11*): эндокарпы 1.8—2.1×1.5—1.7 мм, кособратнояйцевидные, с почти прямым брюшком. Столбик короткий, на продолжении брюшной стороны. Ножки нет. Створка тупая или сжатая, но без гребня, до столбика не доходит, оставляя широкое плечо. Бока с неглубокой дуговидной впадиной, идущей от брюшка к центру. Стенки крепкие, светло-желтого цвета.

Обитает в пресных и солоноватых водоемах Северной и Средней Европы, Восточной Сибири и Дальнего Востока, причем европейский ареал обособлен от азиатского. В Северной Америке распространение этого вида также прерывистое, но там он проникает в районы Крайнего Севера («Арктическая флора СССР», 1960, 1 : 83). На Урале отсутствует.

P. filiformis — характерный вид флор ледникового типа для Западной Сибири и особенно для Русской равнины, где он известен в ископаемом состоянии из многих точек от Белоруссии до р. Урал, соединяя, таким образом, разорванные части современного ареала. Близкие к *P. filiformis* формы были обнаружены в плиоценовых отложениях Башкирии (Дорофеев, 1960).

Potamogeton e gr. *maackianus* (см. рисунок, *12*): эндокарп 2.0×1.6 мм, угловатоокруглый, чуть удлиненный, мельче современных. Брюшко круто изогнутое, верхняя его часть выпуклая, а нижняя треть поджатая, с толстой конической ножкой. Столбик толстый, короткий, загнутый к спинке. Створка широкая, с невысоким килем, у основания с отростком, вплотную подходит к столбику, не оставляя плеча. Бока выпуклые по краям, в центре — со сквозным отверстием. Стенки толстые, крепкие, желто-серого цвета.

Современный *P. maackianus* — обитатель рек и озер Восточной Сибири и Дальнего Востока, доходящий на западе до южного побережья Байкала. За рубежом известен в Китае и Японии («Флора СССР», 1934, 1 : 240, «Флора Центральной Сибири», 1979, 1 : 62). В Европе, начиная с верхнего плиоцена, широко распространилась группа видов, близких к *P. maackianus*. Это *P. praemaackianus* Weliczk. (плиоцен, миндель-рисс, отчасти рисс-вюрм), в раннем плейстоцене — *P. sarjanensis* Weliczk. и *P. goretskyi* Dorof., а в рисс-вюрме — *P. sukaczevii* Weliczk. Близкие к *P. maackianus* формы редко встречаются и в плейстоцене Западной Сибири. Все это вымершие виды, эволюционно связанные с верхнемиоценовым *P. tertiarius* Dorof. из Западной Сибири (Дорофеев, 1963б). Как отмечал В. Л. Комаров (1950, 5 : 767), *P. maackianus* по исследованию А. Беннета — близкий вид к северо-американскому *P. robbinsii* Oakes.

Potamogeton sibiricus (см. рисунок, *13*): эндокарпы 2.0—2.2×1.4—2.0 мм, продолговатоовальные, резко изогнутые. Брюшко выпуклое, чуть угловатое. Верхушка оттянута в небольшой столбик. Ножка короткая. Створка с низким неровным гребнем. Плеча нет. Бока слабо выпуклые. Стенки толстые, крепкие, серо-желтого цвета.

P. sibiricus — северный пресноводный вид, описанный с р. Вилюй, а установленный позднее (с того же Вилюя) *P. subsibiricus* Hagstr. является его синонимом. *P. sibiricus* считается эндемичным видом, но его география еще не уточнена. А. А. Мяэметс (1980) приводит *P. sibiricus* (под названием *P. subsibiricus*) из сборов с р. Адзьвы (Вашуткины озера в Большеземельской тундре), что является первым и пока единственным местонахождением этого вида в современной флоре европейской части СССР. Палеоботанические же данные свидетельствуют о более широком распространении этого вида в плейстоцене по Русской равнине. Он найден по Днепру (г. Канев), в Тамбовской и Воронежской областях, причем всегда в составе флор ледникового типа. Морфологически близкий к *P. sibiricus* вымерший *P. dorofeevii* Weliczk. (Величкевич, 1982) был описан из нижнего, среднего плейстоцена Белоруссии. Этот вымерший вид также приурочен к неоптимальным, прохладным фазам межледниковий.

Zannichellia palustris (см. рисунок, *14*—*17*): плоды 1.6—1.9×0.6—0.8 мм, продолговатые, плоские, в оси согнутые, на короткой тонкой ножке, с коротким и тонким столбиком. Раскрываются спинной створкой, усаженной короткими шипами. Клетки поверхности продолговатые, расположены продольными рядами. Стенки тонкие, хрупкие, грязно-желтого цвета.

Z. palustris почти космополитный (не встречен лишь в Австралии) и очень полиморфный травянистый многолетник, обитающий в пресной и солоноватой водах. В пределах СССР география точно не установлена. Для современной флоры горной части Урала и для Зауралья не указывается, возможно, он не был замечен. В Предуралье известен как редкий реликтовый вид в р. Каме близ Сайгатки, р. Уршаке (бассейн р. Белой), р. Урал близ Орска и южнее (Игошина, 1964). Близкие к данному виду формы известны из плиоцена Ростовской обл. (Дорофеев, 1966) и Башкирии (Дорофеев, 1960).

Sparganium hyperboreum (см. рисунок, *18—20*): плоды 1.5—1.9×0.8—1.2 мм, веретеновидные, с короткой, заостренной, слегка отогнутой ножкой. Середина слабо утолщена. Проводящие пучки тонкие. Поверхность шероховатая, буровато-желтого цвета.

Травянистый многолетник, обитающий в пресных водоемах Европы, Сибири и Северной Америки. В ископаемом состоянии известен в основном из четвертичных отложений Европы (Дорофеев, 1963а), всегда в составе флор ледникового типа, а также из плейстоцена Иртыша (Никитин П., 1938). Примечательно, что ныне в Белоруссии и средней полосе европейской части СССР *S. hyperboreum* нет, хотя еще в рисс-вюрме он обитал там в смешанных флорах, содержащих немало холодостойких видов (например, *Selaginella selaginoides* и его спутники). История вида начинается с конца миоцена, на что указывает находка *S.* cf. *hyperboreum* на р. Омолой (Дорофеев, 1972). Для современной флоры Урала малохарактерен и отмечается как «редкое арктическое растение» (Говорухин, 1937 : 76).

Sparganium emersum (см. рисунок, *21—23*): плоды 2.4—3.6×1.5—1.7 мм, одногнездные, удлиненно-веретеновидные. Основание в нижней части постепенно суженное, при наличии околоплодника переходящее в слабо коническую, сплюснутую ножку, которая при отсутствии околоплодника тупо клиновидная. Верхушка удлиненно-коническая, с косым или прямым, ровным (невыемчатым) срезом, иногда она заострена. В сечении эндокарпы округлые, неясногранистые. Проводящих пучков 5, они тонкие, над поверхностью выступают слабо, расположены нерегулярно. Стенки деревянистые, не толстые.

Травянистый многолетник, распространенный в Европе, Северной Америке и в Австралии. Близкие к этому виду формы известны от плиоцена, хотя вполне достоверные остатки рода *Sparganium* в виде эндокарпов и целых плодов известны из олигоценовых отложений.

Флоры обоих горизонтов разреза очень сходны. Основу их составляют современные и местные виды. Но от современной флоры описываемая отличается бо́льшим участием в ней *Betula humilis*, *B. nana*, *Dryas octopetala*, *Potamogeton filiformis*, *P. sibiricus*, *Sparganium hyperboreum*, придающих флоре бореальный облик. В западных и центральных областях Русской равнины эти виды характерны для флор ледникового типа и почти не встречаются в межледниковьях. Деревьев и кустарников флора Карпинска имеет немного — 23%. Это в основном хвойные (*Picea*, *Pinus*, *Abies*, *Larix*, *Juniperus*), *Betula alba* и в небольшом числе представители рода *Padus*. Характерные древесно-кустарниковые породы теплых межледниковий западных областей СССР (*Tilia*, *Quercus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Acer*) во флоре Карпинска отсутствуют и неизвестны в других ископаемых флорах плейстоцена Урала. Очевидно, в это время их здесь не было. Многие виды травянистых растений рассматриваемой флоры в ископаемом состоянии встречаются как во флорах ледникового типа, так и в межледниковых. Это большая группа водно-болотных растений (*Nuphar*, *Ceratophyllum*, *Comarum*, *Scirpus* и др.), обитатели сырых лугов (*Ranunculus*, *Thalictrum*, *Polygonum*) и лесные растения (некоторые виды *Caryophyllaceae*, *Viola*). Среди травянистых растений обнаружены виды, в настоящее время отсутствующие на Урале, на значительной территории Восточной Европы (*Potamogeton densus*) или на большей части Европы и Сибири (*Potamogeton* e gr. *maackianus*). Тем более примечательна находка *Picea* cf. *orientalis* (L.) Link в небольшой плейстоценовой флоре г. Серова, расположенного в 45 км к юго-востоку от Карпинска. Флора г. Серова (Дорофеев, 1950) близка к флоре г. Карпинска и содержит много общих форм, за исключением *Selaginella selaginoides* и *Andromeda polifolia* L. На Урале *P. orientalis* сейчас не встречается и распространен далеко на юге: в горных районах Западного Кавказа и на Понтийском хребте в Турции («Ареалы де-

ревьев и кустарников СССР», 1977, 1 : 16; Бобров, 1978 : 58). Палеоботанические данные свидетельствуют о более широком распространении этой ели в плиоцене и плейстоцене: ее остатки, кроме Урала, известны из межледниковых отложений с. Раздол Дрогобычской обл. (Кац, Кац, 1961) и из верхнего плиоцена Липецкой обл. (П. И. Дорофеев, личное сообщение). Кроме того, близкие к *P. orientalis* ели из секции *Omorica* были обнаружены в плейстоцене Белоруссии, Смоленской и Ярославской областей (Величкевич, 1982) и в плиоцене Западных Карпат (Szafer, 1954) под названием *P. omoricoides* Szaf. К флоре Карпинска близки плейстоценовые флоры Западной Сибири (Никитин П., 1938, 1940; Корчагина, 1958; Никитин В., 1965). Они также смешанные и содержат вполне современные виды прохладного и холодного климата, сопровождаемые ныне географически более южными представителями родов *Salvinia*, *Najas*, *Typha* и вымершим *Azolla interglacialis* Nikit. Деревьев и кустарников здесь мало: *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Betula nana*. Подобно западно-сибирским состав известных нам плейстоценовых флор Урала не подтверждает того, что в течение плейстоцена здесь были резкие климатические перемены и не позволяет выделить теплые межледниковья, сходные с западно-европейскими. Если и были заметные потепления, то они скорее вызывали смещение зон растительности (Боярская, 1965), не создавая условий для развития теплолюбивых растений типа *Euryale*, *Brasenia*, *Aldrovanda* и существенно не меняли местной флоры. Для сибирских криофильных видов климатических препятствий не было, и древесная растительность плейстоцена Урала, сложенная елью, сосной, лиственницей (особенно в северных районах) и березой, имела в травяном ярусе холодостойкие, светолюбивые растения сибирского происхождения (Горчаковский, 1968; Игошина, 1970).

Тип плейстоценовой флоры, отмеченный на Урале и в Западной Сибири, выявлен также на Оке, в Воронежской обл. (у г. Новохоперска) и на Нижней Волге (Никитин, П., 1933; Никитин, Дорофеев, 1953; Дорофеев, 1956, 1958). Во всех названных районах флоры также смешанные и содержат как бореальные, так и более южные виды. Настоящие же межледниковые флоры в восточной части Русской равнины, в Поволжье, на Урале и в Западной Сибири до сих пор не выявлены, хотя были просмотрены многочисленные пробы из большого числа разрезов как в естественных обнажениях, так и в скважинах.

ЛИТЕРАТУРА

Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977, т. 1. 164 с. — *Арктическая* флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Изд-во АН СССР, 1960, т. 1. 102 с. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Боярская Т. Д.* Растительность СССР во время максимального оледенения и в мгинскую межледниковую эпоху. — В кн.: Палеогеография четвертичного периода. М.: Изд-во МГУ, 1965, с. 19—35. — *Величкевич Ф. Ю.* Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины. Минск: Наука и техника, 1982. 208 с. — *Говорухин В. С.* Флора Урала. Свердловск: ГИЗ, 1937. 536 с. — *Горчаковский П. Л.* Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, Свердловск, 1968, вып. 59, с. 3—207. — *Дорофеев П. И.* Ископаемая ель *Picea orientalis* (L.) Link на юге Северного Урала. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 3, с. 274—283. — *Дорофеев П. И.* Плейстоценовые флоры Нижней Волги и Ахтубы. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 6, с. 810—829. — *Дорофеев П. И.* О раннечетвертичной флоре у дер. Фотьяновки на Оке. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 7, с. 1034—1039. — *Дорофеев П. И.* Плейстоценовые флоры Северного Прикаспия. — В кн.: Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы и Южного Урала (Плиоцен и плейстоцен). Уфа: Изд-во БФ АН СССР, 1960, вып. 5, с. 95—108. — *Дорофеев П. И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963а, вып. 4, с. 5—180. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963б. 346 с. — *Дорофеев П. И.* Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. М.; Л.: Наука, 1966. 88 с. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры бассейна р. Омолоя. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 41—112. — *Дорофеев П. И.* Несколько интересных рдестов из неогена Белоруссии. — ДАН БССР, 1978, т. 22, № 1, с. 68—71. — *Игошина К. Н.* Растительность Урала. — В кн.: Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1964, т. 3, вып. 16, с. 83—230. — *Игошина К. Н.* Некоторые географические связи флоры Урала и их значение для палеогеографии. — В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970, с. 346—351. — *Кац Н. Я.*, *Кац С. В.* О межледниковых отложениях у с. Раздол Дрогобычской области. — Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода, 1961, вып. 26, с. 61—73. — *Колесникова Т. Д.* Четвертичные флоры Башкирии. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 6, с. 878—888. — *Комаров В. Л.* Избранные сочинения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т. 5. 814 с. — *Корчагина И. А.*

Раннечетвертичные семенные флоры низовий р. Иртыша. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 8, с. 1121—1134. — *Мяэметс А. А.* Сибирский арктический вид *Potamogeton subsibiricus* (*Potamogetonaceae*) в Большеземельской тундре. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 1022—1023. — *Никитин В. П.* Семенные флоры четвертичных отложений Западно-Сибирской низменности. — В кн.: Основные проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1965, с. 328—341. — *Никитин П. А.* Четвертичные флоры Низового Поволжья. — В кн.: Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода. Л.: Изд-во АН СССР, 1933, т. 3, вып. 1, с. 65—120. — *Никитин П. А.* Четвертичные семенные флоры с низовьев р. Иртыша. — В кн.: Тр. Биол. ин-та Томск. гос. ун-та. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1938, т. 5, № 1, с. 143—180. — *Никитин П. А.* Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби. — В кн.: Материалы по геологии Западной Сибири. Томск, 1940, вып. 12 (54), с. 1—35. — *Никитин П. А., Дорофеев П. И.* Четвертичная флора района Новохоперска. — Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1953, вып. 17, с. 22—23. — *Станков С. С., Талиев В. И.* Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1949. 1152 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР/ Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1976, т. 2. 316 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934, т. 1. 302 с. — *Флора* Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, т. 1. 536 с. — *Szafer W.* Pliocenska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do pleistocenu. — Inst. geologiczny. Prace, t. 11, Warszawa: Wyd-wo geologiczne, 1954. 240 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 1 XII 1983.

УДК 581.44 (57.34)

Бот. журн., т. 69, № 6

О. В. Храпко

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И РАЗВИТИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ПАПОРОТНИКОВ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

O. V. KHRAPKO. MORPHOLOGICAL FEATURES AND THE DEVELOPMENT OF UNDERGROUND ORGANS IN SOME FERNS FROM PRIMORYE REGION

Рассмотрены особенности морфологического строения подземных органов 5 видов папоротников: *Athyrium rubripes*, *A. spinulosum*, *Deparia pycnosora*, *Dryopteris buschiana*, *D. laeta*. Описаны форма оснований черешков, спящих почек и строение верхушечной почки этих видов, а также дыхательные корни у кочедыжника красночерешкового.

В современной литературе при описании морфологии папоротников основное внимание уделяется морфологическим особенностям надземной части растений, подземные же органы рассмотрены недостаточно полно. Нам известно лишь небольшое число работ, в которых освещаются особенности строения корневищ отдельных видов папоротников (Hewitson, 1962; Серая и др., 1980; Шорина, 1981), строение апекса и формирование зачатков вай (Saha Biswambhar, 1968). Отсутствие сведений о морфологических особенностях подземных органов не дает возможности создать полную картину морфологии видов, определить жизненную форму.

В настоящей работе рассматриваются особенности морфологического строения подземных органов 5 видов папоротников хвойно-широколиственных лесов Приморского края: *Athyrium rubripes* (Kom.) Kom. кочедыжник красночерешковый, *A. spinulosum* (Christ) M. Kato кочедыжник игольчатый, *Deparia pycnosora* (Christ) M. Kato депария письменная, *Dryopteris buschiana* Fomin щитовник Буша, *D. laeta* (Kom.) C. Chr. щитовник светлый.

Сбор материала проводили в Шкотовском, Владивостокском и Дальнегорском районах в период, когда основные ростовые процессы уже были закончены и заложены зачатки новых органов (август—сентябрь). Для изучения отбирали хорошо развитые, нормально спороносящие особи. При описании подземной части спорофита отмечали размеры живой части корневища; характер ветвления, направление роста и ежегодный прирост корневища; форму, число и характер размещения на нем остатков черешков вай. Учитывали также форму и размеры верхушечной почки, количество и степень развития зачатков вай.

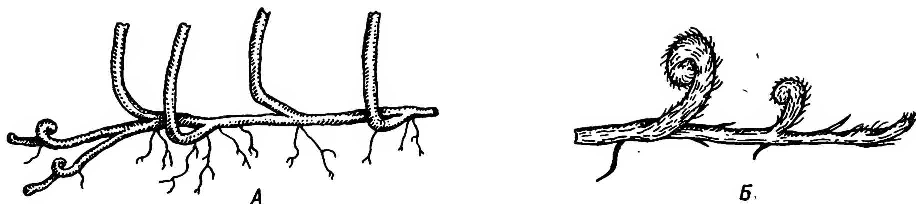


Рис. 1. *Athyrium spinulosum.*
А — общий вид корневища, *Б* — молодая часть корневища.

Athyrium spinulosum имеет тонкое, длинное, ползучее корневище, которое находится в почве на глубине 2—4 см. Ежегодный прирост корневища колеблется от 0.5 до 5 см, нарастание корневища происходит плагиотропно. Редкие придаточные корни располагаются рассеянно, ваи отходят от корневища поочередно, то слева, то справа (рис. 1, *А*). Черешки ваи с плетью корневища образуют острый угол и могут на некотором расстоянии срастаться с ней.

Молодая часть корневища покрыта редкими светлыми пленчатыми чешуйками, более плотно расположены чешуи на зачатках вай. В конце вегетационного периода молодая часть корневища несет на себе зачаток ваи с полностью дифференцированной пластинкой. На некотором расстоянии от этого зачатка, ближе к апикальному концу корневища, располагается зачаток с частично дифференцированной пластинкой, и заканчивается корневище апикальной частью (рис. 1, *Б*). Апикальная часть корневища некоторое время нарастает в длину, затем инициаль делится надвое. В большинстве случаев одна из инициалей продолжает продуцировать плагиотропное корневище, другая дает начало зачатку ваи. В ином случае корневище продолжает продуцировать обе инициали, в результате чего оно дихотомически ветвится.

Подземное развитие ваи из зачатка длится у кочедыжника игольчатого 2 года. В течение 1-го года происходят разделение материнской инициали и формирование зачатка, дифференцированного на черешок и пластинку. В этот же период закладываются зачатки корней, которые видны на молодой части корневища в виде бугорков. На следующий год наблюдаются постепенная дифференциация пластинки на доли, увеличение зачатков в размерах и некоторое нарастание в длину молодых придаточных корней. Весной 3-го года полностью сформированная вая с улиткообразно свернутой пластинкой выходит на поверхность почвы и начинаются ее надземный рост и развитие. Одновременно с раскрытием пластинки ваи идут активный рост и ветвление молодых корней. Ежегодно на корневище кочедыжника игольчатого раскрывается, как правило, одна вая.

В строении корневища и верхушечных почек у *Athyrium rubripes*, *Deparia pycnosora* и *Dryopteris laeta* имеется много общих черт. Корневище этих видов гораздо короче, чем у *Athyrium spinulosum*, так как ежегодный прирост его незначителен. И корни, и остатки черешков вай отходят от корневища равномерно со всех сторон; рост основной массы корней направлен в почву, черешки ориентированы вертикально вверх. Плотно сидящие основания черешков вай и отходящие от корневища корни образуют своеобразный чехол вокруг плети корневища (рис. 2, *А*).

Кроме общих черт в строении корневища каждый вид имеет и свои особенности. Так, например, у *A. rubripes*, кроме обыкновенных питающих придаточных корней, которые растут в субстрат, имеются корни, растущие вверх. Впервые такие корни обнаружил И. В. Грушвицкий у чистоуста коричного (Грушвицкий, 1948); они были отмечены и у *A. rubripes* (Васильев, 1958). В работах этих авторов нет подробного описания таких корней, а только указывается, что это органы древнего происхождения.

Растущие вверх корни *A. rubripes* можно отнести к категории дыхательных корней. Эти корни почти не выходят из области чехла корневища и отличаются от питающих придаточных корней не только направлением роста, но и морфологическим строением (рис. 2, *Б—Г*). По нашим данным, для дыхательных корней характерны уплощенная форма, меньшая длина всего корня и большая

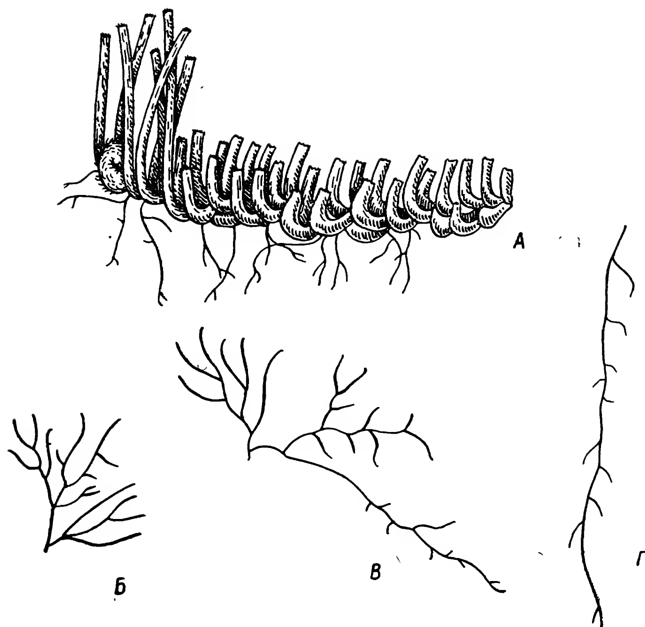


Рис. 2. *Athyrium rubripes*.
А — общий вид корневища, *Б* — дыхательные корни, *В* — корни переходной группы, *Г* — питающие корни.

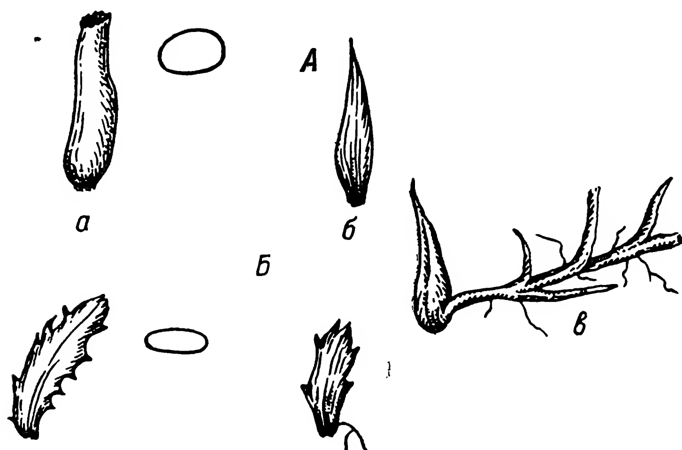


Рис. 3. *Dryopteris laeta* (*А*) и *Athyrium rubripes* (*Б*).
а — основания черешков, *б* — спящие почки, *в* — спящая почка *Dryopteris laeta* с частью образовавшегося побега.

частота ветвления (рис. 2, *Б*). В молодом состоянии дыхательные корни густо покрыты волосками. Если придаточные корни отходят от корневища сбоку и на некотором протяжении растут горизонтально, то та их часть, которая находится в области чехла, уплощается, на ней увеличивается число ответвлений. При выходе из чехла остальная часть приобретает характерный облик питающего корня (рис. 2, *В*).

Основания черешков вай у изучаемых видов имеют индивидуальные особенности. У *Dryopteris laeta* основания утолщенные, в поперечном срезе округлые, со слегка более выпуклой абаксиальной стороной (рис. 3, *А*). У *Athyrium rubripes* и *Deparia pycnosora* они уплощенные, с расставленно зубчатым краем, сужающиеся к нижнему концу, причем у первого из этих двух видов основания более уплощены и краевые зубцы более мелкие (рис. 3, *Б*).

На корневищах *Athyrium rubripes*, *Deparia pycnosora* и *Dryopteris laeta* имеются так называемые спящие почки, которые являются гомологами вай. Эти почки формируются на апексе корневища и некоторое время развиваются как зачатки

вай. В определенный момент дифференциация пластинки ваи останавливается, происходит утолщение черешка. По внешнему облику спящие почки сходны с основаниями черешков и, так же как они, имеют характерные видовые различия (рис. 3, *б*). На наружной стороне спящих почек при наступлении благоприятных условий образуются небольшие бугорки — почки, из которых развиваются боковые побеги (рис. 3, *в*). Пластинки первых образующихся на боковом побеге вай редуцированы, лишь несколько позже на побеге формируются розетка ассимилирующих вай и верхушечная почка. Такое образование бокового ответвления можно отнести к филлогенному типу ветвления (Серебряков, 1952).

У *Athyrium rubripes* и *Dryopteris laeta* было отмечено дихотомическое ветвление корневища за счет деления точек роста на две части, как это было описано у спорофита *Athyrium filix-femina* (Серая и др., 1980).

На апикальном конце корневища *Athyrium rubripes*, *Deparia pycnosora*, *Dryopteris laeta* ежегодно открывается несколько (от 2 до 12) вай, поэтому число зачатков вай возрастает, что не наблюдается у *Athyrium spinulosum*. Вследствие того, что ежегодные приросты незначительны, все зачатки собраны в верхушечную почку (рис. 4, *А*). Зачатки вай в верхушечной почке более или менее густо покрыты волосками и чешуйками. Верхушечные почки папоротников открытого типа содержат в себе зачатки вай различного возраста и различной степени дифференциации. Самые молодые и самые маленькие зачатки (зачатки первой группы) на апексе имеют вид бугорков (рис. 4, *а*). Их рост и развитие продолжаются в течение одного вегетационного сезона, в результате образуются зачатки второй группы, форма которых близка к конусообразной (рис. 4, *б*). Во второй вегетационный период происходит дифференциация зачатков на черешок и плотно свернутую пластинку ваи, в результате чего возникают зачатки третьей группы (рис. 4, *в*). В продолжение третьего вегетационного периода полностью заканчивается дифференциация зачатка ваи, пластинка разделяется на перисторассеченные доли (рис. 4, *г*, *д*). Таким образом, полное развитие зачатка ваи длится 3 года. Так как образование зачатков происходит ежегодно, то в конце вегетационного периода верхушечная почка *A. rubripes*, *Deparia pycnosora* и *Dryopteris laeta* содержит зачатки четырех групп (начиная с верхней части апекса): 1 — самые молодые зачатки в виде бугорков; 2 — зачатки, еще не дифференцированные на черешок и пластинку; 3 — зачатки с ясно различимыми черешком и скрученной пластинкой ваи; 4 — полностью сформированные зачатки с перистой пластинкой.

Зачатки придаточных корней заметны в виде бугорков уже у основания зачатков вай второй группы, затем на протяжении всего развития ваи они постепенно увеличиваются, но полное развитие получают лишь в момент раскручивания пластинки ваи.

У *D. buschiana* нарастание корневища идет либо вертикально, либо косо вверх. Ежегодные приросты незначительны и не превышают 0.3 см, поэтому остатки черешков сидят на корневище очень плотно (рис. 5, *А*). Черешки вай и корни отходят от корневища равномерно со всех сторон. По форме основания черешки близки к цилиндрическим, абаксиальная сторона их более выпуклая (рис. 5, *Б*). На корневище среди остатков черешков вай имеются спящие почки (рис. 5, *В*), на внешней стороне которых, как и у вышеуказанных видов папоротников, при благоприятных условиях возникают боковые побеги. Филлогенно побеги могут образовываться из почек на внешней стороне основания черешка ваи. Как исключение у *D. buschiana* отмечалось дихотомическое ветвление корневища за счет раздвоения точки роста.

Верхушечная почка *D. byschiana* округлая, крупная, полупогружена в почву. Зачатки вай густо покрыты темно-бурыми крупными чешуями. Почка содержит зачатки всех 4-х групп, и развитие ваи из зачатка продолжается 3 года, как это было описано выше для *Athyrium rubripes*, *Deparia pycnosora*, *Dryopteris laeta*.

Сравнение морфологического строения подземных органов 5 видов папоротников Приморского края показало, что изученные виды по строению корневища и особенностям его апикальной части можно разделить на две группы:

1) корневище имеет довольно большой ежегодный прирост. Зачатки вай в почку не собраны, их формирование до выхода на поверхность почвы длится

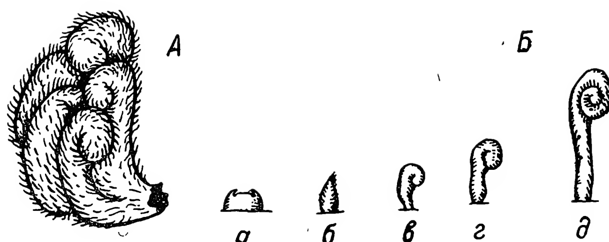


Рис. 4. Верхушечная почка *Deparia pycnosora*.

А — внешний вид почки; *Б* — элементы почки: *а* — зачатки вай в виде бугорков; *б*— недифференцированные зачатки; *в* — начало дифференциации пластинки ваи; *г*, *д*—зачаток с полностью дифференцированной пластинкой.

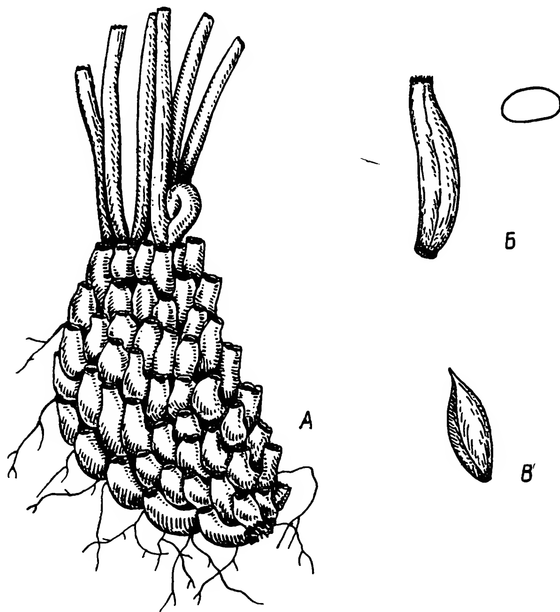


Рис. 5. *Dryopteris buschiana*.

А — внешний вид корневища, *Б* — основание черешка, *В* — спящая почка.

2 года. К этой группе относится лишь один из изучаемых видов: *Athyrium spinulosum*;

2) ежегодный прирост корневища не превышает 0.5 см. Зачатки вай собраны в верхушечную почку, длительность их развития до выхода на поверхность — 3 года, это *Athyrium rubripes*, *Deparia pycnosora*, *Dryopteris buschiana*, *D. laeta*.

Анализ морфологического строения многолетней части всех 5 видов папоротников показал, что, согласно классификации жизненных форм папоротникообразных А. П. Хохрякова (1979), их можно отнести к следующим группам жизненных форм: тонкокорневищные (кочедыжник игольчатый), восходяще-розеточные (депария письменная, кочедыжник красночерешковый, щитовник светлый), вертикально-розеточные (щитовник Буша).

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 361—451. — *Грушвицкий И. В.* Об отрицательном геотропизме корней у чистоуста коричного по наблюдениям в Уссурийском крае. — Природа, 1948, № 6, с. 6. — *Серая Г. П.*, *Комов С. В.*, *Мыльников Н. М.*, *Безденежная И. Л.* Особенности морфогенеза и возрастные состояния спорофита некоторых видов крупнокорневищных лесных папоротников. — В кн.: Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск:Уральский ун-т, 1980, с. 91—101. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с. — *Хохряков А. П.* Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1979, № 2, с. 251—

264. — *Шорина Н. И.* Строение папоротника-орляка в связи с его морфологией. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 213—232. — *Hewitson W.* Comparative morphology of the *Osmundaceae*. — Ann. Missouri Bot. Garden, 1962, vol. 49, N 1—2, p. 57—93. — *Saha Biswambhar.* The annual cycle of leaf-root relationship in ferns. — J. Ind. Bot Soc., 1968, vol. 47, N 1—2, p. 129—143.

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 10 I 1983.

УДК 582.738

Бот. журн., т. 69, № 6

О. Д. Никифорова

О ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ *VICIA BAICALENSIS* (*FABACEAE*)

O. D. NIKIFOROVA. ON SPECIFIC INDEPENDENCE OF *VICIA BAICALENSIS* (*FABACEAE*)

Приводятся результаты исследования кариотипов *Vicia venosa* и *V. baicalensis*. Полученные данные доказывают видовую самостоятельность *V. baicalensis*.

В 1822 г. J. Link обнародовал *Orobus venosus* Willd. ex Link. Н. С. Турчанинов (Turczaninow, 1842) в пределах этого вида выделил три разновидности: α. *willdenowianus* Turcz. (с узкими листочками); β. *baicalensis* Turcz. (с широкими листочками); γ. *albiflorus* Turcz. (белоцветковая форма).

К. И. Максимович (Maximowicz, 1859) описал с берегов Амура *Orobus ramuliflorus* Maxim., который отличается от *O. venosus* разветвленным соцветием. В синонимы к нему он отнес *O. venosus* γ. *albiflorus*. Позднее, обсуждая систематику этой группы, Максимович (Maximowicz, 1877) включил *O. venosus* в род *Vicia* L., а свой новый вид свел до разновидности *V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim. γ. *albiflora* (Turcz.) Maxim.

В. Л. Комаров (1904) при обработке рода *Vicia* для «Флоры Маньчжурии» также привел для этой территории три формы *V. venosa*: α. *willdenowiana* (Turcz.) Kom.; β. *baicalensis* (Turcz.) Kom.; γ. *albiflora* (Willd. ex Link.) Kom., но при этом отметил, что первые две формы различаются очень резко. Последняя же γ. *albiflora* близка к β. *baicalensis* и представляет ее теневую рослую форму с более крупными листочками и ветвистым соцветием.

Б. А. Федченко (1948) все три разновидности считал отдельными видами: *V. venosa*, *V. baicalensis* (Turcz.) B. Fedtsch., *V. ramuliflora* (Maxim.) Ohwi. Позднее авторы региональных флор придерживались разных взглядов на таксономию этих видов. Одни (Попов, 1957; Ворошилов, 1966, 1982; Kitagawa, 1979; Пешкова, 1979) не признавали видовой самостоятельности этих видов, считая их разновидностями *V. venosa*, другие (Грубов, 1955, 1982; «Определитель высших растений Якутии», 1974), следуя Федченко, выделяли их в качестве особых видов.

Изучение гербарного материала показало, что *V. venosa* и *V. baicalensis* хорошо различаются формой и шириной листочков. Несмотря на совместное произрастание видов, это различие четко проявляется на протяжении всего ареала от Восточного Саяна до берегов Тихого океана. *V. venosa* имеет узкие, ланцетно-линейные листочки около 6.3±0.9 см дл. и 0.9±0.3 см шир. Среднее отношение ширины листочков к длине 1 : 7 (максимальное 1 : 12.8, минимальное 1 : 4.6). У *V. baicalensis* листочки широкие, яйцевидно-эллиптические, 5.5±0.6 см дл. и 2.4±0.4 см шир. Среднее отношение ширины к длине 1 : 2.3 (максимальное 1 : 2.6, минимальное 1 : 2.1).

Просмотр гербарного материала Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск), а также изучение *V. venosa* и *V. baicalensis* в природных условиях показали, что переходные формы между этими видами практически отсутствуют.

Характеристика кариотипов *Vicia venosa* и *V. baicalensis*

		V. baicalensis				*V. venosa*			
		l + s (мкм) эталонной пластинки	l + s (мкм), средние показатели	$I^c \pm \sigma$ (%)	$L^r \pm \sigma$ (%)	l + s (мкм) эталонной пластинки	l + s (мкм), средние показатели	$I^c \pm \sigma$ (%)	$L^r \pm \sigma$ (%)
Популяция с берега оз. Байкал	I	5.4+2.7	5.1+2.5	33.3±3.0	10.4±0.7	4.1+2.3	4.3+2.2	35.9±2.8	10.3±0.4
	II	3.8+3.7	3.5+3.3	49.3±2.9	9.8±0.6	3.1+2.8	3.1+2.8	47.5±1.9	9.1±0.6
	III	4.1+2.0	3.9+1.8	32.7±3.9	7.9±0.6	3.6+1.5	3.2+1.5	29.4±1.6	7.1±0.5
	IV	4.3+1.6	4.1+1.3	27.1±2.3	7.6±0.6	3.7+1.4	3.3+1.3	27.4±1.8	8.2±0.7
	V	5.0+0.9	4.4+1.0	15.2±2.3	7.6±0.6	3.4+1.1	3.5+1.2	24.4±3.5	7.2±1.8
	VI	4.7+0.4	3.9+0.3	7.8±3.7	7.9±0.6	4.4+0.7	3.7+0.8	13.7±5.7	8.2±1.1
		s — 1.2	s — 1.2						
	L_{2n}	79.8	72.8			62.4	61.8		
Популяция из окр. г. Улан-Удэ	I	4.3+2.8	4.8+2.5	39.4±5.0	10.2±0.6	4.0+2.2	4.0+2.1	35.5±1.9	10.9±0.8
	II	3.1+3.0	3.2+3.1	49.2±2.4	8.8±0.9	2.8+2.5	2.9+2.6	47.2±1.6	9.3±0.3
	III	3.4+1.9	3.2+1.7	35.8±3.2	7.6±0.6	2.9+1.7	3.0+1.7	36.9±4.1	8.1±0.9
	IV	3.5+1.5	3.7+1.3	30.2±4.0	7.2±0.5	3.1+1.3	3.2+1.3	29.5±4.4	7.7±0.5
	V	4.4+0.8	3.9+0.9	15.4±1.6	7.5±0.8	3.1+1.0	3.3+1.0	24.4±6.1	7.2±0.3
	VI	4.0+0.3	3.8+0.35	7.0±2.2	7.6±0.8	3.5+0.7	3.4+0.7	16.7±4.1	7.4±0.7
		s — 1.1	s — 1.1						
	L_{2n}	71.4	67.1			56.8	58.4		

П р и м е ч а н и е. l — длина длинного плеча; s — длина короткого плеча; I^c — центромерный индекс $\left(I^c = \frac{s}{s+l} \cdot 100\%\right)$; L^r — относительная длина хромосом $\left(L^r = \frac{s+l}{L_{2n}} \cdot 100\%\right)$; L_{2n} — длина диплоидного набора; σ — среднее квадратическое отклонение от показателей эталонной пластинки.

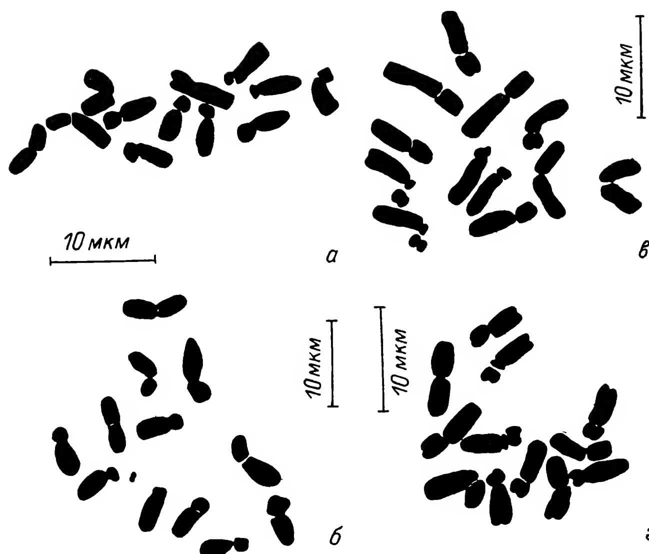


Рис. 1. Метафазные пластинки *Vicia venosa* (*а*, *б*) и *V. baicalensis* (*б*, *г*).
а, *в* — популяция с берега оз. Байкал; *б*, *г* — популяция окр. г. Улан-Удэ.

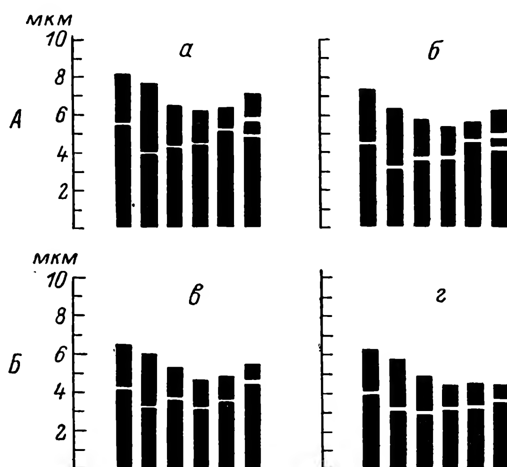


Рис. 2. Кариограммы *V. venosa* (*А*) и *V. baicalensis* (*Б*).
а—*г* — то же, что на рис. 1.

Следовательно, между *V. venosa* и *V. baicalensis*, несмотря на совместное произрастание, существует изоляция, в данном случае, видимо, репродуктивная. В связи с этим были детально изучены кариотипы обоих видов.

Числа хромосом *V. venosa* (включая и *V. baicalensis*) изучали ранее D. Mettin (1961), А. П. Соколовская (1966), Р. Е. Крогулевич (1976). Все они указывают для *V. venosa* 2*n*=12. J. Měsiček и J. Sojak (1969) исследовали кариотипы *V. venosa* и *V. baicalensis* с территории Монголии. Для того и другого видов они определили 2n=12, хотя анализ кариотипа был проведен только для *V. baicalensis*. А. К. Станкевич (1970), исследуя кариотип *V. venosa* (она понимала этот вид в широком смысле, подчиняя ему в качестве разновидностей *V. baicalensis* и *V. ramuliflora*), выявила, что кариотипически все три разновидности не различаются. В связи с этим она пришла к выводу, что Федченко необоснованно возвел их в ранг вида. Однако в работе приведена кариограмма только *V. baicalensis* и нет указаний, какой материал был подвергнут кариологическому изучению. Неясно также, по какой причине она отвергла приоритетное название и выбрала опубликованное позднее *V. baicalensis*.

Для кариологического анализа мы собрали семена обоих видов из одного ценоза в двух местонахождениях с территории Бурятской АССР (берег залива

Сор оз. Байкал и окрестности г. Улан-Удэ). В лабораторных условиях семена были пророщены. Кариотипы изучали методом давленых препаратов из корешков. Корешки обрабатывали оксихинолином (3 ч), фиксировали раствором Карнуа (3 : 1). Окрашивание производили по методике Ю. А. Смирнова (1968). Хромосомы зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4. Зарисованные хромосомы 10 метафазных пластинок измеряли. Согласно рекомендациям Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифа (1982), определяли центромерный индекс и выделяли метацентрические, субметацентрические и субакроцентрические типы хромосом. Данные измерений — размеры хромосом (s+l), центромерный индекс (I^c), относительная длина хромосом (L^r) и длина диплоидного набора (L_{2n}) выбранной эталонной пластинки и средние показатели для каждого вида — приведены в таблице.

Оба вида имеют 2n=12. Но кариотипы их существенно различаются по VI паре хромосом (рис. 1, 2). У *V. baicalensis* короткое плечо очень мало (s=0.3—0.4 мкм), а у *V. venosa* оно почти вдвое длиннее (s=0.7—0.9 мкм). Кроме того, для *V. baicalensis* характерно наличие крупного спутника, размеры которого в 4—5 раз превышают размеры короткого плеча. У VI пары хромосом *V. venosa* такого спутника нет. В морфологии других пар хромосом значительные различия отсутствуют. I пара у обоих видов — крупная субметацентрическая хромосома, II пара — метацентрическая, III, IV и V — более мелкие субметацентрики. Значение средней длины диплоидного набора (L_{2n}) у *V. baicalensis* значительно выше, чем у *V. venosa*. L_{2n} у *V. baicalensis* равна 72.8 (оз. Байкал) и 67.1 мкм (Улан-Удэ); у *V. venosa* — 66.8 и 58.4 мкм соответственно.

Проведенный анализ выявил различия в кариотипах видов. Существенные различия в строении хромосом, видимо, препятствуют скрещиванию этих видов, т. е. виды репродуктивно изолированы друг от друга. Как известно, одним из критериев вида являются его генетическое единство и репродуктивная изоляция в природных условиях от популяций другого вида. Этому критерию отвечают природные популяции *V. venosa* и *V. baicalensis*. Следовательно, необходимо признать видовую самостоятельность каждого из них.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Грубов В. И.* Конспект флоры Монгольской народной республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 308 с. — *Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Комаров В. Л.* Флора Маньчжурии, т. 2, ч. 2. — Тр. Петерб. бот. сада, 1904, т. 22, вып. 2, с. 620—622. — *Крогулевич Р. Е.* Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских Альп (Восточный Саян). — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1976, т. 15, № 6, с. 46—52. — *Определитель* высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974, с. 351—353. — *Пешкова Г. А.* Род *Vicia* L. — В кн.: Флора Центральной Сибири, т. 2. Новосибирск: Наука, 1979, с. 631—636. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 356—362. — *Смирнов Ю. А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. — Цитология, 1968, т. 10, № 12, с. 1601—1602. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1966, т. 1, № 3, с. 92—106. — *Станкевич А. К.* К уточнению систематики рода *Vicia* L. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1970, т. 43, вып. 11, с. 110—125. — *Федченко Б. А.* Род *Vicia* L. — В кн.: Флора СССР, т. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 406—475. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: Cramer, 1979. 716 p. — *Link J. H. F.* Enumeratio plantarum horti regii botanici Berolinensis altera, 2. Berolinii, 1822, p. 236—240. — *Maximowicz K.* Primitiae florae amurensis. St.-Petersburg, 1859. — *Maximowicz K.* Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. — Mel. Biol. Acad. Sci. Petersb., 1877, N 9, p. 31—36. — *Mettin D.* Die Chromosomenzahlen einiger bisher nicht untersuchter *Vicia*-Arten. — Kulturpfl., 1961, N 9, p. 37—44. — *Mešiček J., Sofak J.* Chromosome counts of some mongolian plants. — Folia Geobot. Phytotax., 1969, vol. 4, N 1, p. 55—86. — *Turczaninow N.* Flora Baicalensi-Dahuria. Mosquae, 1842, vol. 1, p. 342—348.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 22 III 1983.

УДК 582.261.5 : 581.41 (262.5) Бот. журн., т. 69, № 6

И. В. Макарова, Н. Е. Гусляков

О МОРФОЛОГИИ СТВОРОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *LICMOPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

I. V. MAKAROVA, N. E. GUSLYAKOV. ON THE MORPHOLOGY OF VALVES IN SOME SPECIES OF THE GENUS *LICMOPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE BLACK SEA

Изложены результаты изучения морфологии створок четырех видов рода *Licmophora*, полученные при помощи трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов.

В настоящее время в литературе уже имеются сведения о некоторых представителях рода *Licmophora* Ag., изученных при помощи трансмиссионного (ТЭМ) и сканирующего (СЭМ) электронных микроскопов (Helmcke, Krieger, 1953—1970; Hasle, 1974; Караева, 1975; Montgomery, 1978; Гусляков, 1981).

J. Helmcke и W. Krieger приводят микрофотографии шести представителей этого рода: *Licmophora gracilis* (Ehr.) Grun. (1953, tab. 37, 38), *L. ehrenbergii* (Kütz.) Grun. f. *ehrenbergii* (1954, tab. 138; 1963, tab. 358) et f. *grunowii* (Mer.) Hust. (1970, tab. 669, 670), *L. nubecula* (Kütz.) Grun. (1963, tab. 359, 360), *L. communis* (Heib.) Grun. (1970, tab. 666), *L. paradoxa* var. *tincta* (Ag.) Hust. (1970, tab. 671, 673). G. Hasle (1974) дает электронно-микроскопическое описание двух видов: *Licmophora gracilis* и *L. hyalina* (Kütz.) Grun. Н. И. Караева (1975) изучила две формы одного вида — *Licmophora abbreviata* Ag. f. *abbreviata* и f. *rostrata* (Mer.) Pr.-Lavr. В атласе R. Montgomery (1978) приводятся изображения семи видов ликмофор: *Licmophora abbreviata*, *L. gracilis*, *L. oedipus* Grun., *L. paradoxa* Ag., *L. flabellata* (Carm.) Ag., и *L. remulus* Grun., *L. proboscidea* Mer. Судя по микрофотографиям, последний вид, по-видимому, идентичен *L. hastata* Mer. Н. Е. Гусляков (1981) дает описания и микрофотографии трех видов этого рода, изученных с помощью ТЭМ, — *Licmophora communis*, *L. ehrenbergii*, *L. gracilis*.

Мы детально изучили панцири четырех видов, обнаруженных в Одесском заливе Черного моря. Настоящее исследование, а также данные вышеупомянутых авторов расширили наши представления о морфологии панциря и позволяют привести более полный диагноз этого рода и четырех его видов (рис. 1, 2 — см. вклейки).

Род *Licmophora* Ag.

Клетки гетеропольные, с пояска клиновидные, собранные в вееровидные или пучковидные колонии, прикрепленные к субстрату слизистой подошвой или простой, реже разветвленной ножкой. Хлоропласты в виде мелких многочисленных зерен, реже — двух или нескольких крупных пластинок. Панцирь с хорошо развитыми двумя вставочными ободками и двумя септами, находящимися у головного конца створки. Структура вставочных ободков из мелких ареол, образующих поперечные ряды. Септы бесструктурные, развиваются на большей части вставочных ободков, постепенно суживаясь к нижним свободным концам ободков. Створки булавовидные с грубыми или нежными поперечными штрихами. Штрихи состоят из округлых или удлиненных в поперечном или в продольном направлениях ареол, с отчетливым или плохо заметным велумом. В базальной или головной частях створки ареолы располагаются радиально или беспорядочно, иногда они редуцированы; с наружной поверхности створки — ареолы в ложбинках. По краю узкой базальной части створки обычно находятся щелевидные отверстия, вытянутые в продольном направлении. С внутренней поверхности створки поперечные ряды ареол разграничены утолщениями стенки панциря, напоминающими ребра. Двугубый вырост представлен отверстием, расположен у базального или головного концов, иногда отсутствует. Щель двугубого выроста чаще косо ориентирована или имеет поперечное направление.

1. *Licmophora communis* (Heib.) Grun.

Створки 30—50 мкм дл., головной конец 7—9 мкм шир., базальный 2—3 мкм. Штрихов у базального конца 10—14 в 10 мкм, у головного — до 29. Штрихи образованы ареолами, вытянутыми в поперечном направлении (рис. 1, *1*, *2*, *4*). На нижнем базальном конце штрихи расположены слегка радиально, с тенденцией к их редукции (рис. 1, *2*). Велум хорошо развит. На вставочных ободках ареолы округлой формы с плохо выраженным велумом (рис. 1, *3*).

Морской литоральный вид. Встречается в северо-западном районе Черного моря, чаще в конце весны на высших водорослях. В СССР обнаружен также в Балтийском, Баренцевом, Японском морях. Вне СССР широко распространен у берегов всех европейских морей.

2. *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun.

Створки 22—125 мкм дл., головной конец 8—27, базальный — 2—3 мкм шир. Штрихи грубые, равномерно расположенные, 8—11 в 10 мкм (рис. 1, *5*—*8*). Штрихи образованы ареолами, вытянутыми вдоль продольной оси створки (рис. 1, *8*, *12*). У базального и головного концов створки ареолы мелкие, округлой формы, образуют параллельные и радиальные ряды (рис. 1, *10*, *11*), чаще — беспорядочные (рис. 1, *12*). Двугубый вырост расположен у базального или головного концов створки, иногда отсутствует. С наружной поверхности створки он заканчивается отверстием, имеющим овально-прямоугольную форму. С внутренней поверхности створки двугубый вырост имеет узкую щель (рис. 1, *12*) или расширенную, воронковидную (рис. 1, *10*), ориентированную поперек створки или под углом.

Морской вид. В Черном море встречается круглогодично, в северо-западной части весной на различных субстратах, преимущественно на водорослях-макрофитах. Обнаружен в Балтийском, Баренцевом, Японском морях. Вне СССР широко распространен.

Примечание. Длина, ширина и форма створок сильно варьируют. Значительная часть ранее описанных разновидностей является крайними формами очень изменчивого по размерам и форме створок вида.

3. *Licmophora gracilis* (Ehr.) Grun.

Створки 30—40 мкм дл., головной конец 3—7, базальный — 1.5—2.5 мкм шир. Штрихи нежные, 22—32 в 10 мкм, образованы округлыми ареолами, расположенными в параллельных рядах, у концов створки — в заметно радиальных (рис. 2, *1*, *2*). По краю створки базального конца один ряд более крупных вытянутых ареол (рис. 2, *3*, *6*). Двугубый вырост обычно находится у базального конца створки, иногда — у головного (рис. 2, *4*, *5*). На вставочных ободках ареолы расположены, как и на створке.

Морской вид. В Черном море вегетирует в течение всего года, в северо-западной части в массе, на талломах высших водорослей. Распространен в Балтийском, Белом, Баренцевом, Японском, Аральском, Каспийском морях. Вне СССР — в Гренландском, Норвежском, Северном, Адриатическом, Средиземном морях, в прибрежье Северной и Южной Америки, Африки.

Примечание. Крупные ареолы, расположенные по краю створки базального конца, Hasle (1974) называют удлиненными продольными щелями, отождествляя их с таковыми у *Pseudohimanthidium pacificum*.

4. *Licmophora hastata* Mer.

Створки от булавовидных до удлиненно-булавовидных, 20—100 мкм дл., головной конец клиновидно-округлый до почти суженно-клиновидно-округлого. Створка к базальному концу постепенно и сильно суживается. Штрихи нежные, 25—28 в 10 мкм, параллельные, поперек расположенные. Они образованы округлыми или квадратными ареолами. Велум хорошо развит. В базальной части створки отмечено бесструктурное поле с двугубым выростом. Септы хорошо

развиты. Структура ареол в поясковой части такая же, как и на створке (рис. 2, 7—10).

Морской редкий вид. Обитает в обрастаниях высших водорослей прибрежной зоны. В СССР встречается в Каспийском море, вне СССР — в Средиземном.

Примечание. А. И. Прошкина-Лавренко (1963) и Н. И. Караева (1972) считают, что разновидность этого вида var. *clavata*, описанная С. Мережковским (Mereschkowsky, 1901—1902), не является самостоятельным таксоном, по форме, размерам, структуре ее следует отнести к типу.

ЛИТЕРАТУРА

Гусляков Н. Е. Нові дані про діатомові водорості Чорного моря. — Укр. бот. журн., 1981, т. 37, № 1, с. 54—63. — *Караева Н. И.* Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Баку: Элм, 1972. 258 с. — *Караева Н. И.* Диатомовые водоросли Каспийского моря: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Баку, 1975. 43 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые бентоса Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 248 с. — *Hasle G. R.* The «Mucilage Pore» of *Pennate* Diatoms. — Beih. Nova Hedv., 1974, Hf 45, S. 167—186. — *Helmcke J. G., Krieger W.* Diatomeenschalen im elektronmikroskopischen. Bild 1—7. Weinheim-Lehre, 1953—1970. — *Mereschkowsky S.* Diagnoses of New *Licmophora*. — Nuov. Notarisia, 1901, t. 12, Ott., p. 141—153; 1902, t. 13, Gennaio, p. 29—46. — *Montgomery R. T.* A taxonomic study of Florida keys benthic diatoms based of scanning electron microscopy, vol. 2. Florida, 1978.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Одесский государственный университет.

Получено 24 VI 1983.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.15 : 582.542.1 (729.1)

Л. Катасус Герра

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДВУХ ВИДОВ РОДА *ARISTIDA* (*POACEAE*) НА КУБЕ

L. KATASUS GERRA. VARIABILITY OF TWO SPECIES OF THE GENUS *ARISTIDA* (*POACEAE*) IN CUBA

Обсуждаются и описываются в качестве новых для науки подвид *Aristida neglecta* subsp. *decumbens* и разновидность *A. spiciformis* var. *antillarum*, распространенные на Кубе.

Aristida neglecta León была описана по одному экземпляру, собранному Ekman в 1921 г. на Кубе: «Lomas de las Jatas, Guanabacoa, La Habana». Оригинальному описанию этого вида и изотипу, хранящемуся в Гербарии Академии наук Кубы, вполне соответствует гербарный материал из Западной Кубы, в то время как материал из других районов Кубы заметно от него отличается.

Экземпляры *A. neglecta*, собранные в восточной части острова на серпентинитах и латеритах, отличаются от типичных экземпляров этого вида целым рядом признаков: по форме и размерам стеблей и соцветий, величине колосков и степени скрученности колонки на верхушке нижней цветковой чешуи. В центральном районе Кубы встречаются экземпляры этого же вида, промежуточные по признакам между восточными и западными экземплярами, как это видно из табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая изменчивость *Aristida neglecta* на Кубе

	Районы Кубы		
	западный	центральный	восточный
Стебли	Прямостоячие, 40—60 см выс.	Прямостоячие или лежачие, 30—100 см дл.	Лежачие, до 120 см дл.
Метелка	Узкая	Средней ширины	Широкая или средней ширины
Веточки метелки	Более или менее прижатые, 1—2 см дл., с немногими колосками	Отклоненные, до 4 см дл., с варьирующим числом колосков	Отклоненные или сильно отклоненные, до 5 см дл., с варьирующим числом колосков
Нижняя цветковая чешуя	Почти 1 см дл., острие или колонка скрученные	8—9 мм дл., острие или колонка скрученные или нескрученные	8—9 мм дл., острие или колонка скрученные или нескрученные
Каллус	0.7 мм дл.	0.5—0.7 мм дл.	0.5 мм дл.

Хотя изменчивость по этим признакам значительно перекрывается, повидимому, за счет гибридизации между западной и восточной формами на территории Центрального района, эти формы заслуживают таксономического ранга подвидов: западная — subsp. *neglecta*, восточная — описываемый нами ниже подвид *A. neglecta* subsp. *decumbens*.

Aristida neglecta subsp. decumbens Catasús subsp. nov. — Culmi decumbentes, usque ad 120 cm lg.; panicula laxa, usque ad 15 cm lg., ramis inferioribus usque ad 5 cm lg.; lemma 8—9 mm lg., in apice columna plus minusve tortuosa; callus 0.5 mm lg.

T y p u s: «Cuba, Prov. de Holguin, lomas serpentinosas en los alrededores de Holguin, 17 XII 1974, N 567, L. Catasús» (HAC).

Стебли лежачие, до 120 см дл.; метелка рыхлая, до 15 см дл., с нижними веточками до 5 см дл.; нижняя цветковая чешуя 8—9 мм дл., на верхушке с более или менее скрученной колонкой; каллус 0.5 мм дл.

Т и п: Куба, пров. Ольгин, на серпентинных склонах в окр. г. Ольгин, 17 XII 1974, № 567, Л. Катасус (HAC).

A. spiciformis Ell. была описана по одному экземпляру, собранному в песчаной саванне в Чарлестоне (США) S. Elliott в 1816 г. Позднее этот вид был обнаружен A. Hitchcock на Больших Антильских островах, однако собранные им экземпляры имели более мелкие колоски, чем континентальные экземпляры.

Обильный материал по *A. spiciformis*, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, позволил сравнить его с имеющимся в нашем распоряжении материалом по этому виду из Западной Кубы. Мы также имели возможность наблюдать живые растения этого вида, культивируемые в Гаване.

Оказалось, что кубинский материал можно разделить по величине колосков на 2 группы, одна из которых — с более крупными колосками — вполне сходна с типичными континентальными экземплярами *A. spiciformis*. Экземпляры с более мелкими колосками описываются нами в качестве новой разновидности — *A. spiciformis* var. *antillarum*. Типовая разновидность — var. *spiciformis* — и описываемая нами разновидность географически не обособлены, и обе встречаются в песчаных саваннах, однако различия между ними сохраняются и в культуре.

Ниже приводится табл. 2, в которой показаны выявленные различия между этими разновидностями, и латинский диагноз новой разновидности.

ТАБЛИЦА 2

Морфологические различия между разновидностями *Aristida spiciformis*

	var. *spiciformis*	var. *antillarum*
Стебель	50—100 см дл.	30—60 см дл.
Метелка	10—20 см дл.	5—10 см дл.
Нижняя колосковая чешуя	4 мм дл.	3—4 мм дл.
Верхняя колосковая чешуя	8—9 мм дл.	7—8 мм дл.
Нижняя цветковая чешуя	2—3 см дл.	1 см дл.
Каллус	2 мм дл.	1 мм дл.
Ости	2—3 см дл.	1 см дл.

Aristida spiciformis var. antillarum Catasús var. nov. — Culmi 30—60 cm lg.; panicula 5—10 cm lg.; gluma interior 3—4 mm lg., gluma superior 7—8 mm lg.; lemma (cum columna) 1 cm lg.; callus 1 mm lg.; aristae 1 cm lg.

T y p u s: «Cuba, Provincia de Pinar del Rio, 28 XI 1940, N 19 402, Leon y Alain» (HAC, sub numero 590).

Стебли 30—60 см дл.; метелка 5—10 см дл.; нижняя колосковая чешуя 3—4, верхняя — 7—8 мм дл.; нижняя цветковая чешуя (вместе с колонкой) 1 см дл.; каллус 1 мм дл.; ости 1 см дл.

Т и п: Куба, пров. Пинар дель Рио, 28 XI 1940, № 19 402, Леон и Алейн (HAC, под № 590).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 2 I 1984.

Л. В. Аверьянов

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РОДЕ *DACTYLORHIZA* (*ORCHIDACEAE*)

L. V. AVERYANOV. TAXONOMIC AND NOMENCLATURE VARIATIONS IN THE GENUS *DACTYLORHIZA* (*ORCHIDACEAE*)

Приведены новые биномиальные комбинации для 21 вида рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*).

В связи с монографической обработкой рода *Dactylorhiza* Nevski в мировом масштабе мы сделали следующие новые биномиальные комбинации:

1. **Dactylorhiza coccinea (Pugsley) Aver. stat. nov.** — *Orchis latifolia* L. var. *coccinea* Pugsley, 1935, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 49, 332 : 579.
2. **Dactylorhiza pulchella (Druce) Aver. stat. nov.** — *Orchis incarnata* L. var. *pulchella* Druce, 1918, Rep. Bot. Exch. Cl. Brit. Isl.: 167.
3. **Dactylorhiza sphagnicola (Höppn. ex Soó) Aver. comb. nov.** — *Orchis sphagnicola* Höppn. ex Soó, 1933, in J. Keller und Schlechter, Monogr. Icon. Orch. Europ. Mittelmeer. 2,6—7 : 259.
4. **Dactylorhiza gemmana (Pugsley) Aver. stat. nov.** — *Orchis latifolia* L. var. gemmana Pugsley, 1935, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 49, 332 : 578.
5. **Dactylorhiza olocheilos (Boiss.) Aver. stat. nov.** — *Orchis incarnata* L. var. *olocheilos* Boiss. 1884, Fl. Or., 5 : 71.
6. **Dactylorhiza okellyi (Druce) Aver. stat. nov.** — *Orchis maculata* L. var. *okellyi* Druce, 1909, Irish Natur.: 211.
7. **Dactylorhiza maurusia (Emberger et Maire) Aver. comb. nov.** — *Orchis maurusia* Enberger et Maire, 1931, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc. 11, 4—6 : 109.
8. **Dactylorhiza schurii (Klinge) Aver. stat. nov.** — *Orchis angustifolia* Reichenb. var. *recurva* Klinge f. schurii Klinge, 1893, Revis. Orch. cord. Orch. angustif.: 83 (seorsum impressum); id. 1894, Archiv Naturk. Liv. Ehst. Kurl., ser. 2, Biol. Naturk., 10 : 338.
9. **Dactylorhiza kolaënsis (Montell) Aver. stat. nov.** — *Orchis maculata* L. var. *kolaënsis* Montell, 1947, Mem. Soc. Fauna Fl. Fenn. 23 : 166.
10. **Dactylorhiza islandica (A. Löve et D. Löve) Aver. stat. nov.** — *Dactylorchis maculata* (L.) Vermeulen subsp. *islandica* A. Löve et D. Löve, 1948, Chrom. Numb. North. Pl. Sp.: 106.
11. **Dactylorhiza cambrensis (Roberts) Aver. comb. nov.** — *Dactylorchis majalis* (Reichenb.) Vermeulen subsp. *cambrensis* Roberts, 1961, Watsonia, 5, 1 : 41.
12. **Dactylorhiza integrata (E. G. Camus) Aver. comb. nov.** — *Orchis incarnata* L. var. *integrata* E. G. Camus, 1891, in Fourcy, Vadem. Herb. Paris, ed. 6 : 325. — *O. integrata* (E. G. Camus) E. G. Camus, 1892, Monogr. Orch. Fr.: 48.
13. **Dactylorhiza longifolia (Neuman) Aver. comb. nov.** — *Orchis longifolia* Neuman, 1909, Bot. Not. (Lund) 1909 : 241.
14. **Dactylorhiza bosniaca (G. Beck) Aver. comb. nov.** — *Orchis bosniaca* G. Beck, 1887, Ann. Naturh. Mus. (Wien) 2 : 53.
15. **Dactylorhiza francis-drucei (Wilmott) Aver. comb. nov.** — *Orchis francis-drucei* Wilmott, 1936, Proc. Linn. Soc. London, 148 : 128.
16. **Dactylorhiza durandii (Boiss. et Reut.) Aver. comb. nov.** — *Orchis durandii* Boiss. et Reut. 1852, Pugill. Pl. Nov.: 111.
17. **Dactylorhiza munbyana (Boiss. et Reut.) Aver. comb. nov.** — *Orchis munbyana* Boiss. et Reut. 1852, Pugill. Pl. Nov.: 112.
18. **Dactylorhiza fasciculata (Tin.) Aver. comb. nov.** — *Orchis fasciculata* Tin. 1884 in Guss., Fl. Siculae Synops. 2, 2 : 875.
19. **Dactylorhiza sicula (Tin. ex Reichenb. fil.) Aver. comb. nov.** — *Orchis sicula* Tin. ex Reichenb. fil. 1851, Icon. Fl. Germ. 13—14 : 63.

20. **Dactylorhiza bartonii (Huxley et P. F. Hunt) Aver. stat. nov.** — *D. romana* (Seb.) Soó subsp. *bartonii* Huxley et P. F. Hunt, 1967, Journ. Roy. Hort. Soc. (London) 92, 6 : 309.

21. **Dactylorhiza libanotica (Mouterde) Aver. stat. nov.** — *Orchis romana* Seb. subsp. *libanotica* Mouterde, 1966, Nouv. Fl. Liban, Syrie, 1 : 342.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 XI 1983.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.51)

Н. Г. Ильминских, А. Н. Пузырев, В. А. Шадрин

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НОВЫХ РАСТЕНИЯХ ВО ФЛОРЕ УДМУРТИИ

N. G. ILMINSKIKH, A. N. PUZYREV, V. A. SHADRIN. ON SOME RARE AND NEW PLANTS IN THE FLORA OF UDMURTIA

Приведены местонахождения ряда редких и новых видов флоры Удмуртской АССР.

Наряду с традиционными методами изучения флоры в последние годы (1980—1982) в Удмуртской АССР начал применяться также и качественно новый метод конкретных флор (КФ). Этим методом за прошедшие три года изучены три КФ: окрестности с. Люм Глазовского р-на, дер. Варавай Якшур-Бодьинского р-на и дер. Нижний Сырьез Алнашского р-на — на севере, в центре и на юге республики соответственно. В результате в составе флоры Удмуртской АССР, изученной уже достаточно хорошо (Ефимова и др., 1981), был обнаружен целый ряд редких и новых для республики видов высших сосудистых растений. Часть выявленных новинок в нашей флоре уже опубликована (Ильминских, Шадрин, 1982). В предлагаемый ниже перечень включены виды растений, выявленные или определенные в последнее время. Гербарные образцы хранятся в гербарии кафедры ботаники Удмуртского государственного университета.

Новые виды

Местные (аборигенные)

Alopecurus arundinaceus Poir. — В 3 км к западу от пос. Уром Малопургинского р-на на заболоченном лугу близ ж.-д. насыпи, заросли. Ранее указывался (Туганаев, 1967) в пойме р. Камы у с. Галаново Каракулинского р-на и вблизи ст. Агрыз в Татарской АССР.

Carex capillaris L. — Две особи на увлажненном лугу близ пос. Пычас Можгинского р-на.

C. media R. Br. — Был собран еще 24 VI 1961 на болоте у пос. Пудем Ярского р-на, но неверно определен как *C. heleonastes* Ehrh.

Euphrasia parviflora Schag. — До 10 экземпляров на сухом склоне юго-западной экспозиции близ с. Люм.

Fallopia dumetorum (L.) Holub — Изредка, на нарушенных местообитаниях близ пос. Рябово Увинского р-на, с. Люм, дер. Нижний Сырьез.

Hieracium×auriculoides Lang — На увлажненном торфянистом лугу близ с. Люм, несколько особей.

H. cymigerum Reichenb. — Нередко встречается на лугах в окрестностях дер. Нижний Сырьез.

H. onegense (Norrl.) Norrl. — В смешанных лесах, лесных лугах и опушках в окрестностях с. Люм, редко.

Ligularia lidiae Minder — Несколько особей собрано на низинном болоте в 2 км к северу от с. Люм среди *Betula humilis* Schrank. Вероятно, из-за сходства с *L. sibirica* (L.) Cass. не выявляется; впрочем, иногда эти виды объединяют (по Черепанову, 1981).

Lonicera altaica Pall. ex DC. — 3 экземпляра среди соссюреи альпийской и ивы розмаринолистной на низинном болоте в 2 км к северу от с. Люм и до 15 экземпляров среди голубики на кочках в березняке в 6 км к западу от с. Люм.

L.×subarctica Pojark. — По лесам и кустарникам в окрестностях сел Сергино и Карсовай Балезинского р-на, где встречается значительно чаще, чем известный вид *L. pallasii* Ledeb. В Балезинском р-не местное название этого кустарника ыж-ноны (овечьи соски) — по характерной удлиненно-эллипсоидальной форме псевдокарпиев.

Poa chaixii Vill. — Найдена одна особь в сухом сосновом лесу на левом берегу р. Камы против с. Гольяны Завьяловского р-на.

Primula veris L. — До 80 цветущих особей (май 1982 г.) обнаружено в широколиственном лесу с преобладанием лещины в 8 км к северо-востоку от дер. Нижний Сырьез, близ дороги Большая Кибья — Писеево. До сих пор в республике как очень редкий был известен лишь *P. macrocalyx* Bunge (лишь 2 местонахождения также на юге республики). Все 3 ныне известные популяции видов рода *Primula* изолированы друг от друга, и по этой причине, очевидно, в Удмуртской АССР нет переходных форм, столь характерных для более южной территории Татарской АССР (особенно для окрестностей Казани), на что еще 40 лет назад обращал внимание Е. Г. Бобров (1944).

Rosa canina L. — Изредка на обочинах лесных и проселочных дорог в окрестностях дер. Варавай, пос. Рябово, с. Люм, а также на склонах близ дер. Нижний Сырьез.

Salix aurita L. — Несколько экземпляров на низинном болоте в 2 км севернее с. Люм. Слишком общее указание местонахождения этого вида для Слободского и (или?) Глазовского уездов бывшей Вятской губернии (Федченко, 1906) к современному административно-территориальному делению привязать невозможно.

S. rosmarinifolia L. — Заросли в низинных и переходных болотах в окрестностях деревень Нижний Сырьез и Варавай, с. Люм, пос. Уром.

Stellaria bungeana Fenzl — Единичные особи в лесистой пойме р. Бугрышки близ пос. Уром. Имеется давнее указание для Слободского и (или ?) Глазовского уездов бывшей Вятской губернии (Федченко, 1906).

Veronica agrestis L. — В незначительном числе на выработанном торфянике у дер. Косоево близ пос. Уром и на поле подсолнечника в окрестностях с. Люм.

Viola uliginosa Bess. — В топких местах по пойме р. Чаж близ дер. Нижний Сырьез, единично.

Заносные (адвентивные)

Allium inaequale Janka — До 10 экземпляров обнаружено на ж.-д. насыпи и прилегающем травянистом склоне в 1.5 км к западу от пос. Уром в июле 1980 г., а в 1981 г. отмечено дальнейшее расселение этого вида от первоначального местонахождения вдоль ж.-д. насыпи.

Heracleum sosnowskyi Manden. — Часто на нарушенных местах в с. Старые Зятцы Якшур-Бодьинского р-на, в поселках Уром и Рябово, дер. Варавай.

Microthlaspi perfoliatum (L.) F. K. Mey. — До 20 экземпляров на подножии склона в 7 км к северу от дер. Нижний Сырьез.

Ononis arvensis L. — До 40 особей на ж.-д. насыпи у ст. Карамбай Малопургинского р-на.

Polygonum alpinum All. — На ж.-д. насыпи у ст. Гожня Малопургинского р-на, заросли.

Rorippa austriaca (Crantz) Bess. — Одна заросль на ж.-д. насыпи у пос. Уром.

Salvia pratensis L. — Несколько особей на ж.-д. насыпи между станциями Гожня и Агрыз. Имеются свидетельства о находках на территории бывшей Вятской губернии еще в 1889 г. (Буш, 1894).

Thalictrum lucidum L. — Одна особь на ж.-д. насыпи в окрестностях г. Ижевска.

Vicia angustifolia Reichard. — Изредка на склонах и в посевах в окрестностях с. Люм и деревень Варавай и Нижний Сырьез.

Местонахождения редких видов

Приводим выявленные местонахождения видов, включенных во флористическую сводку республики (Ефимова, 1972а) только на основании литературных указаний и позднее не отмечавшихся.

Agrostis clavata Trin. — До 40—50 экземпляров на обочине лесной дороги в тенистом елово-широколиственном лесу близ пос. Уром. В 1933 г. отмечен близ г. Ижевска (Аверкиев, 1936).

Arabis sagittata (Bertol.) DC. — Были указания для Сарапула (Крылов, 1885) и Глазова (Нимвицкий, 1905/1906 а, б). Отмечен также В. В. Туганаевым (1967) у с. Галаново. Мы нашли несколько экземпляров на сухом торфянике у дер. Нижний Сырьез.

Astragalus cicer L. — До сих пор было известно единственное указание П. Н. Крылова (1885) для территории Удмуртии. Найден на склоне южной экспозиции ж.-д. насыпи близ пос. Уром, единично.

Callitriche hermaphroditica L. — Изредка, в мелких стоячих водоемах и болотах в окрестностях пос. Яр Ярского р-на, пос. Уром, с. Люм и деревень Нижний Сырьез и Варавай. Еще А. А. Нимвицкий (1905/1906а) отмечал для г. Глазова.

Conioselinum tataricum Hoffm. — Изредка в пойме р. Люмки в 6 км западнее с. Люм. Туганаев (1967) отмечал для с. Галаново. Известны ранние общие указания для бывшей Вятской губернии (Буш, 1889; Федченко, 1906), а также для г. Глазова (Нимвицкий, 1905/1906а, б). На основании этого включен в «Список растений флоры Удмуртии» (Ефимова, 1972б), но во флористическую сводку (Ефимова, 1972а) не вошел.

Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs. — В небольшом числе встречен в сырых ельниках близ с. Люм и в окрестностях дер. Варавай. Л. Н. Васильева (1930) отмечала его как *D. spinulosa* subsp. *euspinulosa* для окрестностей г. Ижевска.

Epilobium roseum Schreb. — После единственного указания (Крылов, 1885) вид найден в селах Гольяны и Бутыш Завьяловского р-на, пос. Ува Увинского р-на, дер. Омутница Глазовского р-на Туганаевым (1967). Мы нашли также в небольшом числе в дер. Нижний Сырьез.

Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Schult. — Повторных находок, помимо дореволюционных указаний (Крылов, 1885; Нимвицкий, 1905/1906а, б), не было. Несколько особей в окрестностях с. Люм, дер. Варавай, пос. Рябово.

Gagea granulosa Turcz. — Изредка в окрестностях дер. Варавай. Первые сборы были проведены еще 2 V 1910 И. Ф. Селенжинским близ с. Полом Глазовского уезда бывшей Вятской губернии и определены как *G. granulosa* var. *septentrionalis* (Перфильев, 1922, 1927).

Potentilla arenaria Borkh. — 3 экземпляра на склонах близ дер. Нижний Сырьез. Во флористической сводке (Ефимова, 1972а) отсутствует, но включен в «Список растений флоры Удмуртии» (Ефимова, 1972б) на основании литературных указаний.

Scabiosa ochroleuca L. — До 20 особей на ж.-д. насыпи близ пос. Уром. Ранее указывался для республики Васильевой (1930).

Приводим также новые местонахождения видов, выявленных в составе флоры республики лишь в последнее десятилетие, после составления флористической сводки (Ефимова, 1972а).

Anthyllis macrocephala Wend. — 3 больших заросли на травянистом склоне южной экспозиции близ ж.-д. насыпи между станциями Уром и Гожня. До сих пор был известен лишь с ж.-д. насыпи у разъезда Успьян того же Малопургинского р-на (Бузанов и др., 1977).

Cirsium incanum (S. G. Gmel.) Fisch. — Изредка, на склонах в окрестностях дер. Нижний Сырьез; как заносное был известен из Ижевска (Ефимова и др., 1981).

Eragrostis minor Host — До 15 особей на песчаной гриве поймы р. Камы против с. Гольяны. Был известен с ж.-д. насыпи у станций Уром и Заводская в г. Ижевске (Туганаев и др., 1978).

Inula helenium L. — На выгоне у дер. Абдэс-Урдэс Малопургинского р-на в пойме р. Бобинка, несколько экземпляров. Впервые отмечен в 1979 г. как одичавший (Ефимова и др., 1981).

Onopordum acanthium L. — Отдельные особи, в дер. Зеглуд Якшур-Бодьинского р-на и в дер. Нижний Сырьез. Был известен с ж.-д. насыпи у пос. Пугачево (Бузанов и др., 1977).

Potentilla reptans L. — Заросль, на склоне южной экспозиции ж.-д. насыпи у ст. Можга Можгинского р-на. Распространяется как по железным дорогам (Бузанов, 1974), так и по поймам больших рек, особенно Камы (Туганаев и др., 1978).

Rubus chamaemorus L. — До сих пор был известен из окрестностей пос. Тюлькино-Пушкари Увинского р-на (Ефимова и др., 1971). Мы нашли в значительных количествах в заболоченных лесах близ сел Сергино и Люм.

Saussurea alpina (L.) DC. — На низинном болоте в 2 км к северу от с. Люм среди жимолости алтайской и березы низкой — 10—15 особей. Ранее указывался как заносный (Ефимова и др., 1981).

ЛИТЕРАТУРА

Аверкиев Д. С. Заметки по флоре и растительности Кировского и Горьковского краев. — Зап. Горьк. отд. МОИП при Горьк. гос. ун-те, 1936, вып. 1, с. 13—18. — *Бобров Е. Г.* Об особенностях флоры эрратической области (один из путей формообразования). — Сов. бот., 1944, т. 12, № 2, с. 3—20. — *Бузанов В. А.* Лапчатка ползучая — новый вид Удмуртской флоры. — В кн.: Край Удмуртский. Ижевск: Удмуртия, 1974, вып. 4, с. 100—101. — *Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В.* Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии. — В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии: Межвузов. сб. Ижевск: Удмуртия, 1977, с. 59—93. — *Буш Н.* Материал к флоре Вятской губернии: Вып. 1. Флора уездов Вятского, Орловского и Нолинского: Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Казан. ун-те, т. 21, вып. 2. Казань: Тип. имп. ун-та, 1889. 148 с. — *Буш Н.* Материал к флоре Вятской губернии: Вып. 2. Флора уездов Уржумского и Малмыжского: Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Казан. ун-те, т. 28, вып. 1. Казань: Типо-лит. имп. ун-та, 1894. 104 с. — *Васильева Л. Н.* К флоре Вятской губернии в ее старых границах. — Журн. Рус. ботан. о-ва, 1930, т. 15, № 4, с. 313—324. — *Ефимова Т. П.* Определитель растений Удмуртии. — Ижевск: Удмуртия, 1972а. 224 с. — *Ефимова Т. П.* Список растений флоры Удмуртии. — В кн.: Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972б, с. 337—358. — *Ефимова Т. П., Поникарук М. М., Пузырев А. Н.* Находки новых видов высших растений в Удмуртии в 1978—1979 гг. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 7, с. 1048—1050. — *Ефимова Т. П., Сентемов В. В., Сентемова А. В.* Новые для Удмуртии виды растений. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 3, с. 438—440. — *Ильминских Н. Г., Шадрин В. А.* О некоторых редких и новых растениях во флоре Волжско-Камского края. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1426—1428. — *Крылов П. Н.* К флоре Вятской губернии: Тр. О-ва естествоисп. при имп. Казан. ун-те, т. 14, вып. 1. Казань: Тип. имп. ун-та, 1885. 132 с. — *Нимвицкий А. А.* Флора Приуралья. Растения окрестностей г. Глазова Вятской губернии, вып. 3. Материалы по изучению Пермского края. Пермь, 1905/1906а, с. 51—209. — *Нимвицкий А. А.* Систематический список коллекции растений окрестностей г. Глазова Вятской губернии, находящейся в ботаническом отделе Пермского научно-промышленного музея, вып. 3. Материалы по изучению Пермского края, Пермь, 1905/1906б, с. 211—264. — *Перфильев И. А.* Новые виды и разновидности гусиного лука. — Материалы по изуч. и использ. производит. сил Северного края, 1922, вып. 3, с. 83—87. — *Перфильев И. А.* Новые данные о *Gagea borealis* sp. n. и *G. granulosa* Turcz. var. *septentrionalis* (var. n.). — Журн. Рус. бот. о-ва, 1927, т. 12, № 3, с. 245—248. — *Туганаев В. В.* Основные черты флоры и луговой растительности пойм рек Удмуртии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Казань, 1967. 16 с. — *Туганаев В. В., Ефимова Т. П., Тычинин В. А.* Растения — иммигранты Удмуртии (исследования 1974—1977 гг.). — Бот. журн., 1978, т. 66, № 10, с. 1510—1513. — *Федченко Б. А.* Дополнения к флоре Вятской губернии. — Изв. СПб. бот. сада, 1906, т. 4, вып. 3, с. 103—104. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 7 II 1983.

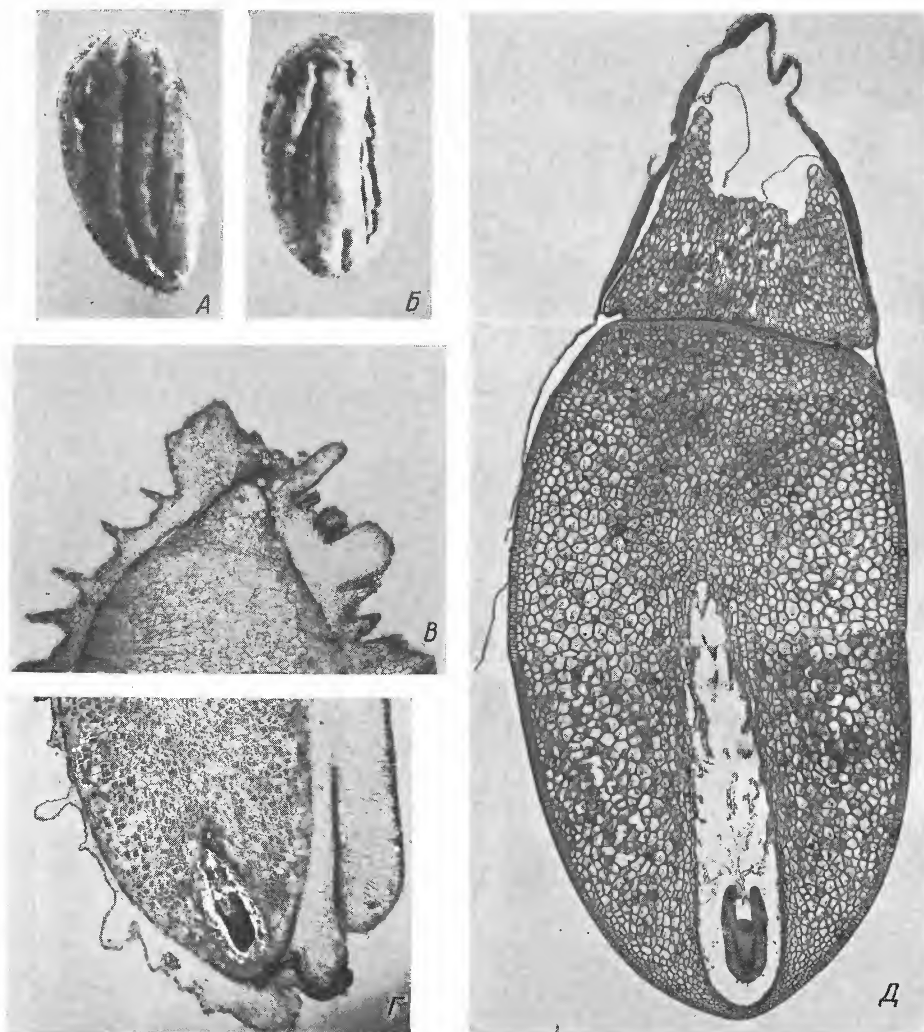


Рис. 4. Зрелое семя *Rhynchocorys orientalis* (*А—Г*) и *Melampyrum* sp. (*Д*):

А — вид сбоку; *Б* — вид со стороны семяшва; *В* — халазальная область семени с дифференцированной элайосомой (медиальный продольный срез); *Г* — микропилярная область семени со сформированным зародышем, облитерированным истмусом и микропилярной гаусторией; *Д* — продольный медиальный срез зрелого семени.

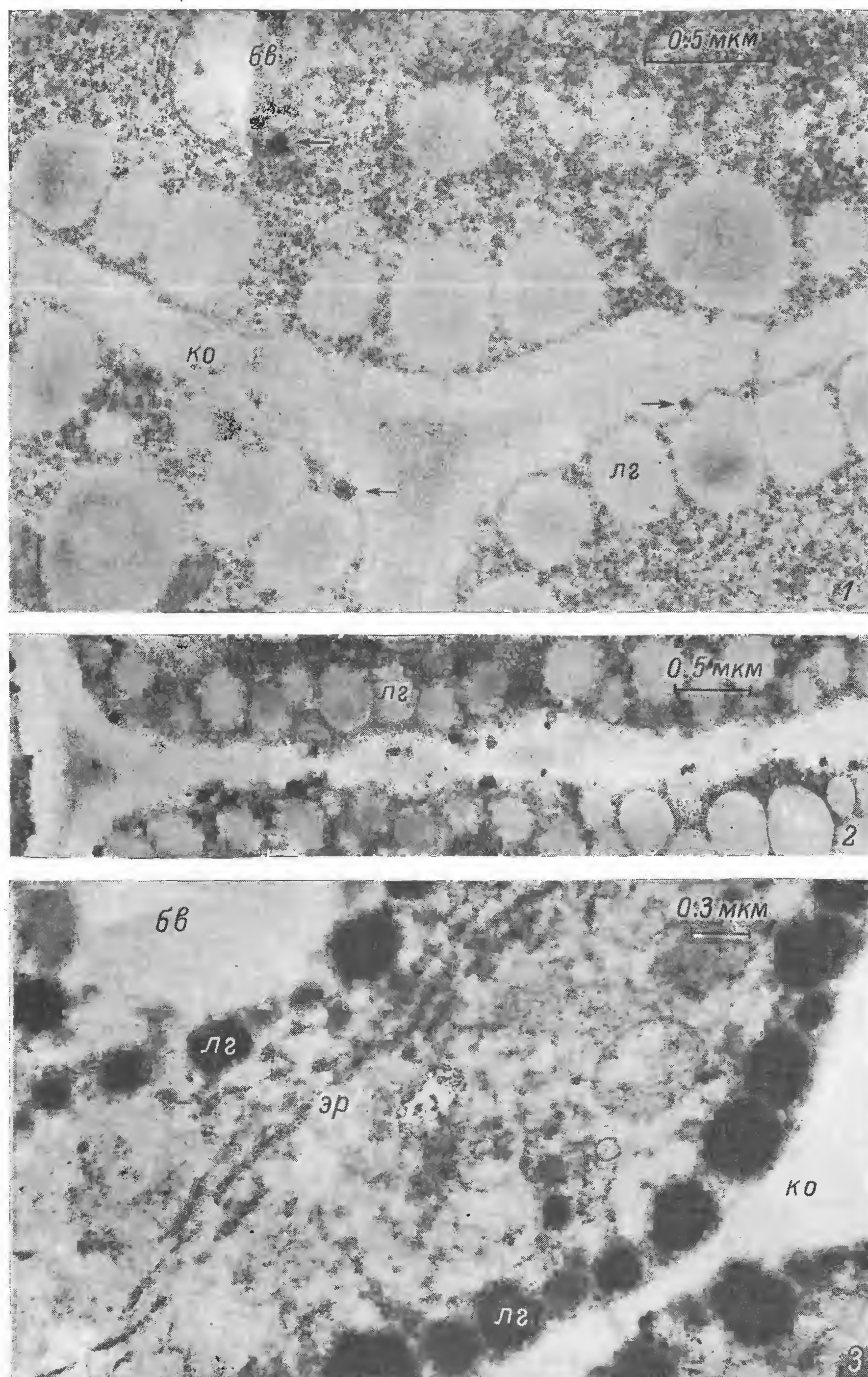


Рис. 1. Распределение продукта реакции на кислую фосфатазу в клетках корневого апекса после разных сроков стратификации семян.

1 — набухшие семена, *2* — 3 месяца при 18—20°, *3* — 3 месяца при 0—3°. *1*, *2* — полная инкубационная смесь с β-глицерофосфатом натрия; *3* — то же, но в присутствии ингибитора. *бв* — белковая вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *лг* — липидная глобула, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

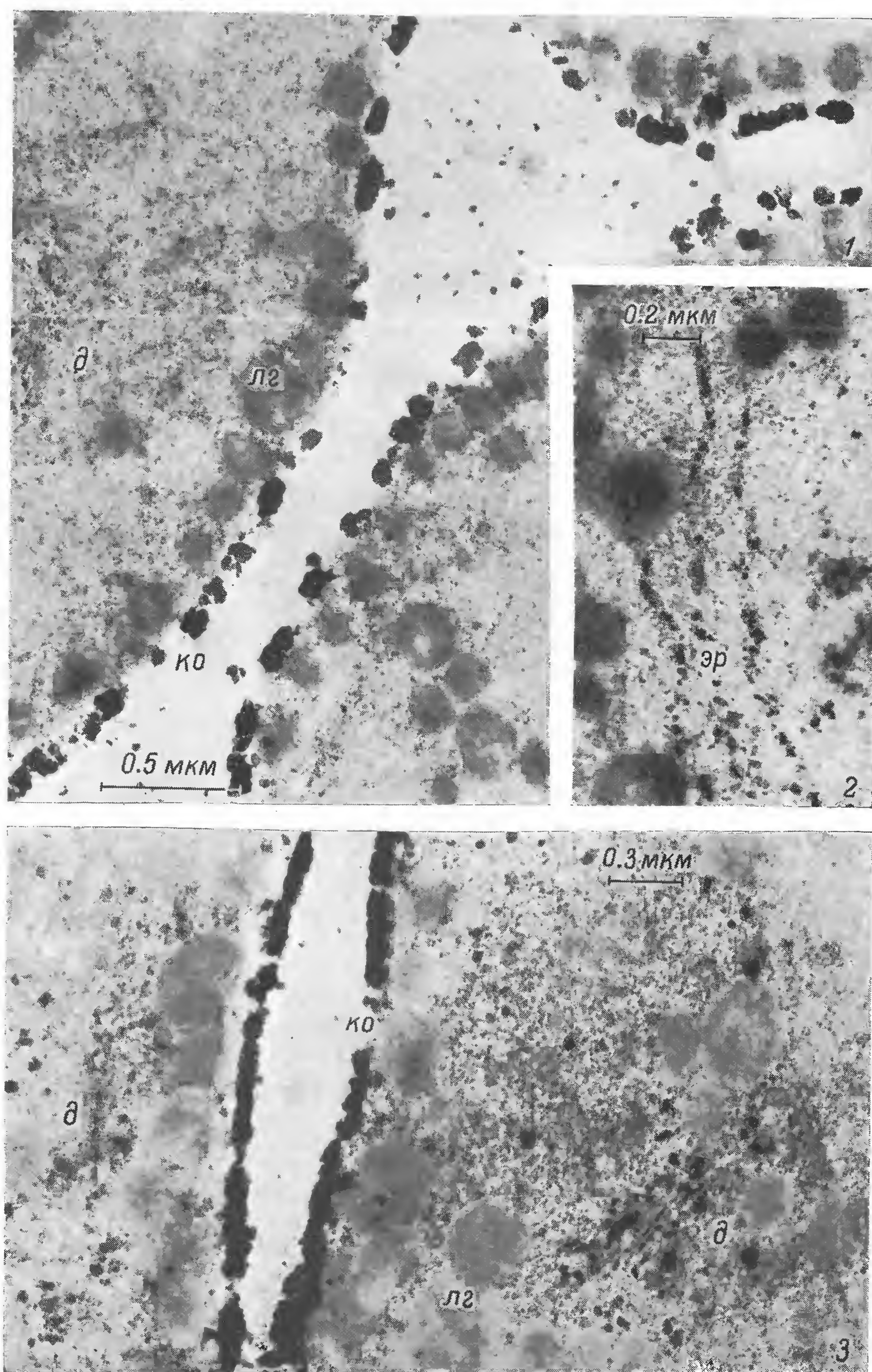


Рис. 2. Распределение продукта реакции на кислую фосфатазу в клетках корневого апекса после 3 месяцев холодной стратификации.

1, 3 — сильная реакция на тест Гомори в периплазме, клеточной оболочке и диктиосомах (субстрат — β-глицерофосфат натрия); *2* — реакция в эндоплазматическом ретикулуме с п-нитрофенилфосфатом; *д* — диктиосома. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

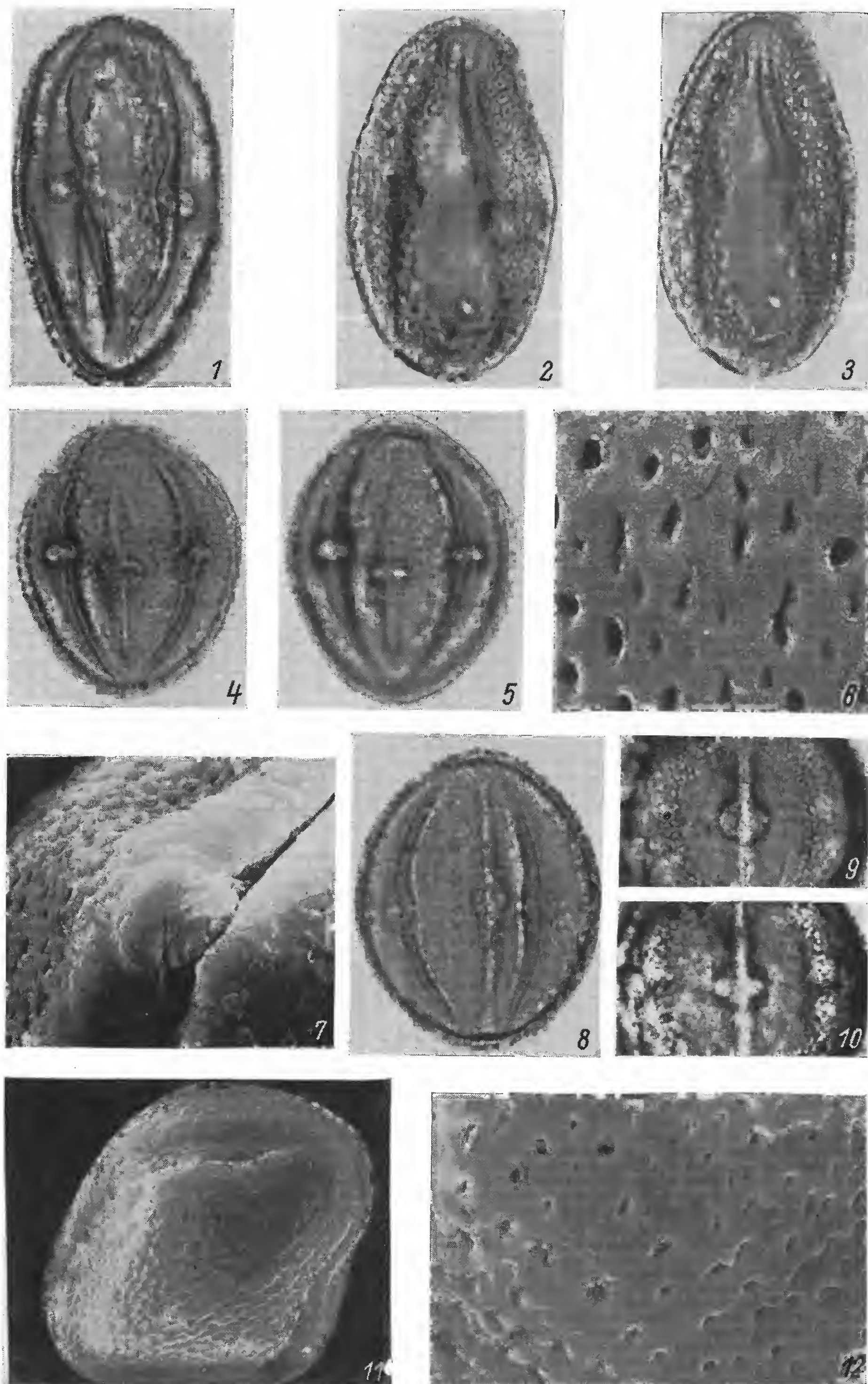


Рис. 2. Пыльцевые зерна представителей родов *Parthenocissus* и *Ampelopsis*, выполненные со световым (СМ) и сканирующим электронным (СЭМ) микроскопами.

1—3 — *Parthenocissus magnifica* sp. nov. (Окско-Донская равнина, средний миоцен, ископаемый вид); *4, 5* — *Ampelopsis rossica* sp. nov. (Окско-Донская равнина, средний миоцен, ископаемый вид); *6* — *A. vitifolia* (prov. Takhar, 1965, Podlech, № 11 445, современный вид, дан для сравнения; деталь сетчатой скульптуры); *7—12* — *A. brevipedunculata* (бывш. Владивостокский окр., с. Покровка, 1926, Schischkin, № 146, современный вид, дан для сравнения; *7, 9, 10* — борозда с орой; *8, 11* — общий вид; *12* — деталь сетчатой скульптуры).

Увел.: *1—6, 8—10* — 1000, СМ; *7* — 5000; *11* — 1200; *12* — 5000, СЭМ.

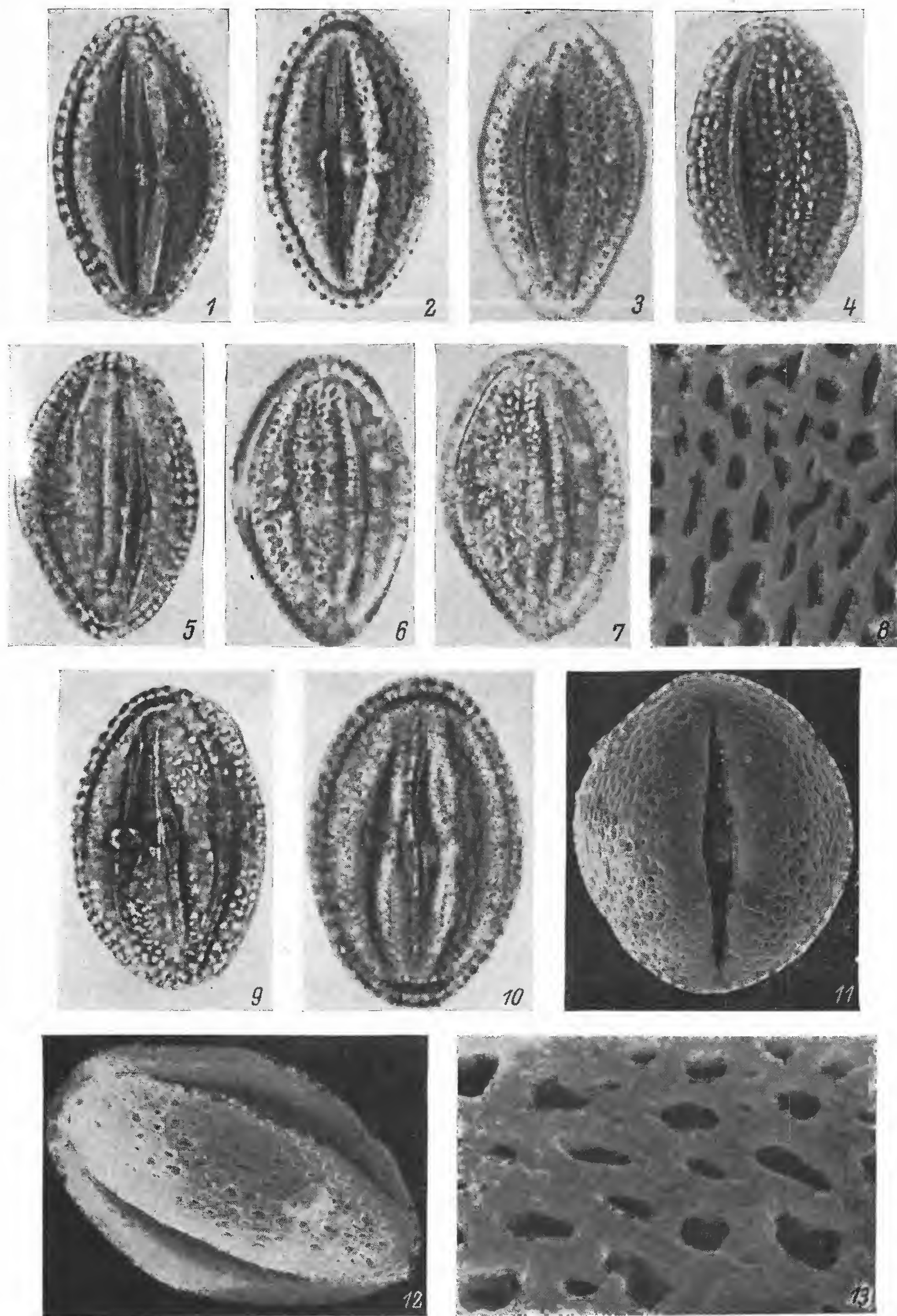
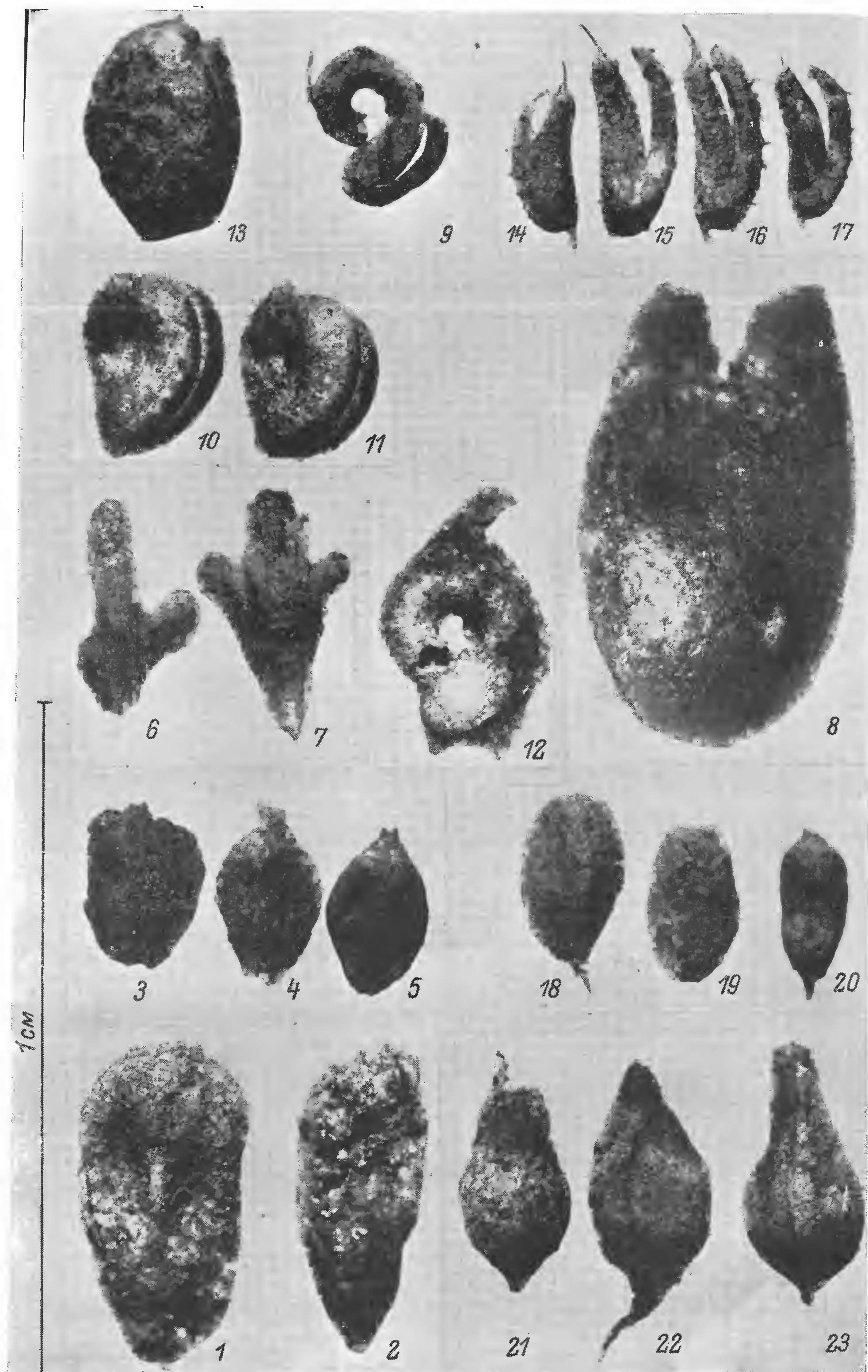


Рис. 3. Пыльцевые зерна рода *Parthenocissus*, выполненные со световым (СМ) и сканирующим электронным (СЭМ) микроскопами.

1—4, 9 — *P. macroreticulata* sp. nov. (Окско-Донская равнина, средний миоцен, ископаемый вид); *5—7, 12, 13* — *P. henryana* (China, prov. Hupeh, Henry, 1889, современный вид, дан для сравнения); *5—7, 12* — общий вид; *13* — деталь сетчатой скульптуры); *8, 11* — *P. inserta* (Закарпатье, Сваляевский окр., дер. Обава, 1949, Грубов, Рачковская, современный вид, дан для сравнения: *8* — деталь сетчатой скульптуры, *11* — общий вид); *10* — *P. quenquifolia* (New York, Bot. Gard., 1896, Tylez, современный вид, дан для сравнения). Увел.: *1—7, 9, 10* — 1000, СМ; *8, 13* — 5000, *11* — 1300, *12* — 1200, СЭМ.



1, *2* — *Juniperus* cf. *sibirica*, семена, *3—7* — *Betula* e sect. *Costatae* (*3—5* — плоды, *6*, *7* — чешуи); *8* — *Nuphar* cf. *intermedia*, семя; *9* — *Potamogeton densus*, эндокарп; *10*, *11* — *P. filiformis*, эндокарпы; *12* — *P.* e gr. *maackianus*, эндокарп; *13* — *P. sibiricus*, эндокарп; *14—17* — *Zannichellia palustris*, плоды; *18—20* — *Sparganium hyperboreum*, плоды; *21—23* — *S. emersum*, плоды.

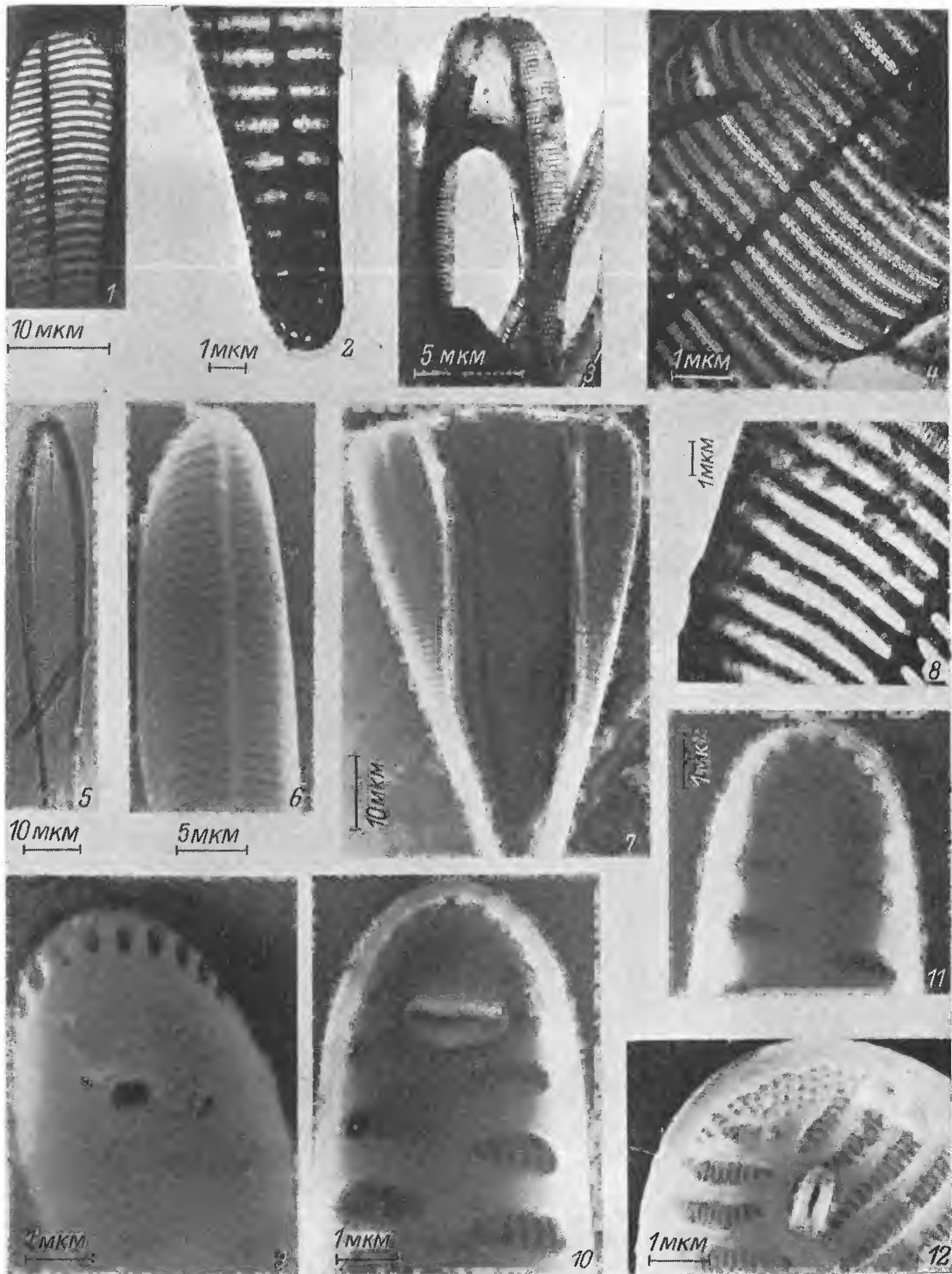


Рис. 1.

1—4 — *Licmophora communis*, ТЭМ (*1* — головной конец створки с септой, *2* — базальный конец створки, *3* — вставочный ободок с септой, *4* — структура створки); *5—12* — *L. ehrenbergii* (*5* — створка, СМ; *6* — головной конец створки, наружная поверхность, СЭМ; *7* — панцирь с пояска, СЭМ; *8* — структура створки, ТЭМ; *9* — наружная поверхность базального конца створки с наружным отверстием двугубого выроста, СЭМ; *10*, *11* — внутренняя поверхность базального конца створки: *10* — с двугубым выростом, *11* — без него, СЭМ; *12* — внутренняя поверхность головного конца створки с двугубым выростом, СЭМ).

К с. 870

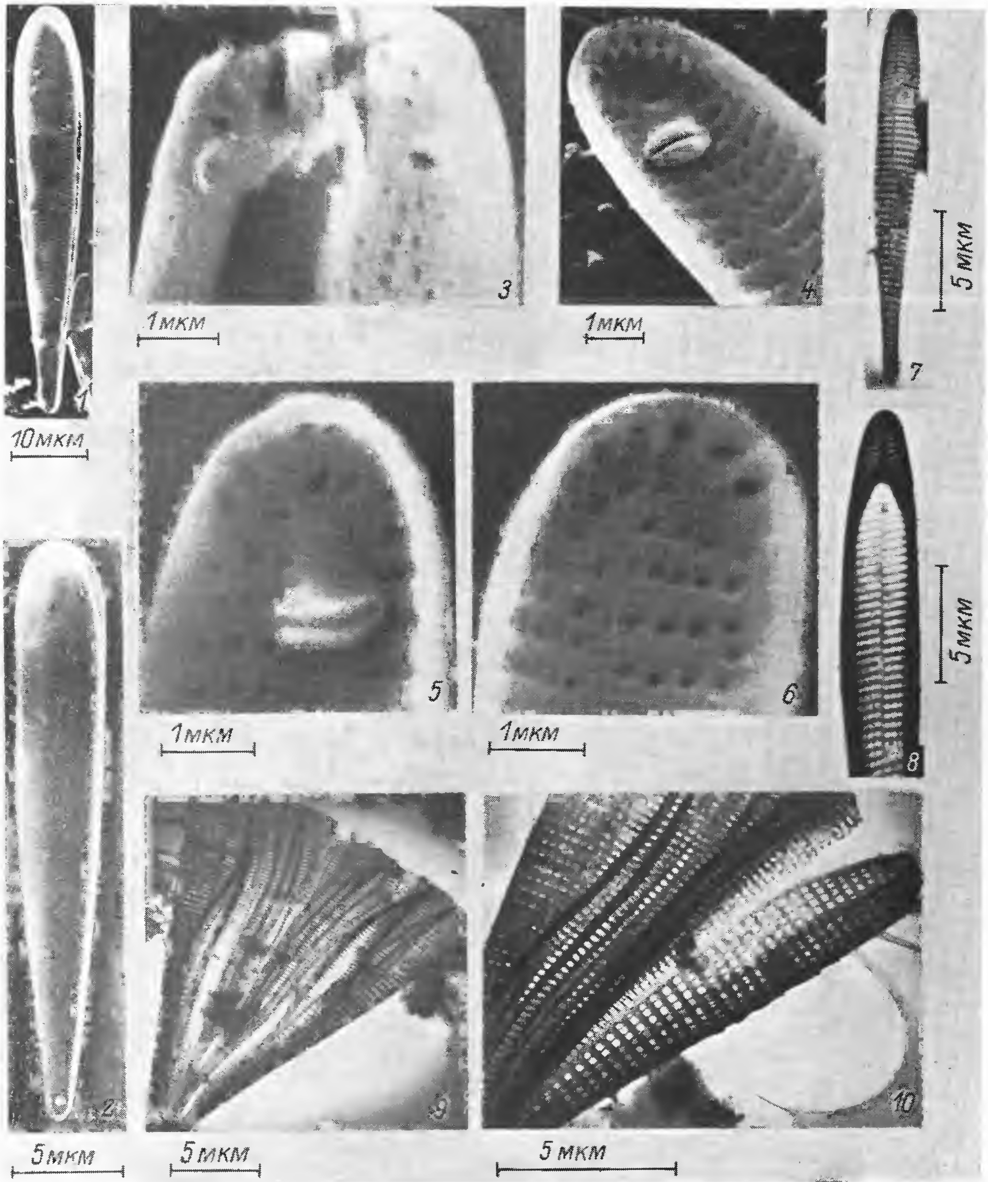


Рис. 2.

1—6 — *Licmophora gracilis*, СЭМ (*1* — створка с наружной поверхности, *2* — створка с внутренней поверхности, *3* — наружная поверхность базального конца двух створок с отверстием двугубого выроста; *4—6* — внутренняя поверхность базального конца створки: *4*, *5* — с двугубым выростом, *6* — без него); *7—10* — *L. hastata* (ТЭМ): *7* — створка, *8* — головной конец створки с септой, *9* — панцирь с пояска, *10* — структура поясковой зоны (слева) и структура створки (справа).

CONTENTS

1 р. 90 к. **Индекс 70056**

СОДЕРЖАНИЕ